


Bound at
A.M N.H.
1941

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

TOME 46

Avec 13 planches

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1939

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 46

Fascicule 1. Janvier 1939.

Fascicule 2. Avril 1939.

Fascicule 3. Juin 1939.

Fascicule 4. Octobre 1939.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 46, nº 1. — Janvier 1939.

Osborn Memorial Laboratory, Yale University, New-Haven, Conn. U.S.A.
Instituto de Anatomia General y Embriologia, Facultad de Ciencias Médicas, Universidad de Buenos-Aires.

Précocité et mécanisme de l'influence attractive qu'exercent les membres hétérotopiques sur les nerfs chez les larves d'Amphibiens

par

J. SZEPSENWOL

Avec 20 figures dans le texte.

Sommaire.

I. Introduction.

La déviation des nerfs de leur trajet normal sous l'influence des membres hétérotopiques est une chose bien connue. Detwiler l'a signalée à la suite de ses expériences de transplantation d'ébauches de pattes antérieures en avant ou en arrière de leur position habituelle, et Hamburger a constaté, après extirpation d'une moitié de moelle lombo-sacrée, que le membre du côté opéré recevait des branches issues des nerfs du côté sain, et que ces nerfs, pour atteindre la patte, passaient en avant de la corde dorsale. J'ai décrit, il y a quelque temps, un fait particulier et très démonstratif à ce sujet: sous l'influence de membres hétérotopiques, situés dorsalement par rapport à leur place normale, chez des larves de Batraciens, les nerfs ventraux ou dorsaux sont très souvent déviés de leur trajet habituel. Au lieu de suivre, comme normalement, l'espace compris entre la corde et le myotome, ces troncs nerveux s'engagent dans la musculature latérale du corps, qu'ils traversent suivant une ligne plus ou moins droite, et vont atteindre la base de la patte greffée.

Il s'agit là d'une déviation des prolongements neuronaux qui ne peut être attribuée qu'à l'action attractive des membres hétérotopiques. Cette hypothèse a trouvé sa confirmation dans une série d'autres expériences de parabiose unimédullaire, réalisées chez des larves de Batraciens très jeunes. Chez celles-ci, j'ai constaté que lorsqu'une partie du corps (une patte antérieure ou un somite) est dépourvue de son innervation habituelle, elle peut être abordée, soit par une branche d'un des nerfs craniens, soit par des rameaux nerveux du côté opposé qui, pour l'atteindre, doivent passer en avant de la corde dorsale, soit encore par les prolongements neuronaux de l'autre larve.

Dans tous ces cas, les nerfs, pour atteindre les territoires hétérotopiques, empruntent des voies tout à fait nouvelles, ce qui n'arrive jamais normalement, et qui ne peut, par conséquent, s'expliquer ni par la théorie de la moindre résistance, ni par celle des voies préétablies. Il s'agit là, nettement, d'une influence attractive des organes périphériques sur les nerfs.

Ceci une fois établi, il nous reste encore à rechercher le moment auquel cette influence attractive s'exerce et par quel mécanisme elle agit. Dans mes travaux antérieurs, j'ai conclu, me basant sur le fait de la déviation des nerfs dès leur origine, que cette influence est très précoce; son action se manifesterait déjà au moment de la différenciation primitive des neuroblastes. Les fibres nerveuses, au fur et à mesure de leur formation, s'engageraient dans une voie inusitée, qui les mène, plus ou moins directement, vers la patte supplémentaire.

En ce qui concerne le mécanisme et la nature de l'influence attractive des organes périphériques, je me suis prononcé en faveur d'une action d'ordre physique, due à la croissance et à la différenciation de ces organes.

Pour vérifier mes hypothèses, j'ai refait une série d'expériences de transplantation hétérotopique des membres que je veux étudier dans ce travail. Je ne m'arrête pas sur les données bibliographiques de cette question, celles-ci ayant déjà été analysées en détail dans mes travaux antérieurs, et je passe tout de suite à la description de mes résultats.

II. Recherches personnelles.

a) *Technique.*

Mes recherches ont porté sur des larves d'*Amblystoma punctatum* et de *Triturus* que j'ai opérées à divers stades de leur développement. Dans une première série d'expériences exécutées au stade de bourgeon caudal (stade 28-29 du tableau de Harrison), l'ébauche présomptive de la patte antérieure d'un embryon fut transplantée sur une autre larve du même âge et de la même espèce, dorsalement par rapport à sa place normale. Les 200 larves qui ont survécu ont été fixées à un jour d'intervalle, soit à toutes les périodes de leur développement, jusqu'au moment de la différenciation complète des pattes antérieures et surtout du greffon.

Dans une deuxième série d'expériences, c'est le bourgeon du membre antérieur d'une larve d'*Amblystoma punctatum* avancée (au stade 40-41 du tableau de Harrison) qui fut greffé hétérotopiquement (dorsalement par rapport à sa place normale) sur un embryon de la même espèce, mais plus jeune (stade 28-29 du tableau de Harrison). Ces larves, au nombre de 30, ont été fixées seulement lorsque les pattes antérieures normales possédaient leurs trois doigts.

Enfin, dans une troisième série d'expériences, il s'agissait d'hétérogreffes: le bourgeon de la patte antérieure d'une larve de *Triturus* avancée, au stade 40-41 du tableau de Harrison, a été transplanté hétérotopiquement, dorsalement par rapport à sa place normale, sur des larves d'*Amblystoma punctatum* jeunes (stade 28-29 du tableau de Harrison). Ces animaux, au nombre de 40, ont été fixés, les uns au stade 46 du tableau de Harrison et les autres encore plus tardivement, soit deux mois après l'opération.

Dans toutes ces opérations il a été pris soin de ne pas endommager les somites; le greffon fut placé à la surface de l'embryon après ablation préalable d'un fragment de peau. Le transplantat a été maintenu sur place au moyen d'un pont de verre qui favorisait par sa compression la cicatrisation de la plaie.

Tous les animaux opérés ont été imprégnés au nitrate d'argent

d'après la technique que j'ai déjà décrite ailleurs; ils ont été débités en coupes sériées et étudiés microscopiquement.

b) *Description des résultats.*

Avant de commencer la description des résultats des expériences de transplantation hétérotopique de l'ébauche des membres antérieurs et son effet sur le trajet des nerfs, je crois utile de donner un aperçu, aussi bref que possible, de la croissance normale des extrémités antérieures, de la différenciation des nerfs du plexus brachial et surtout du moment de l'entrée en contact de ces deux formations, c'est-à-dire de la première pénétration des fibres nerveuses dans la patte antérieure. Cette description est indispensable à la compréhension des phénomènes que je viens d'observer expérimentalement.

Comme on le sait, la différenciation neuronale ne commence, chez les larves d'*Amblystoma punctatum*, qu'au stade 31-32 du tableau de Harrison. A cette époque du développement embryonnaire,la neurofibrillation est localisée uniquement dans les ganglions craniens (V-VII et IX-X^{mes} paires) où les cellules se transforment très rapidement d'apolaires en unipolaires puis bipolaires; en d'autres mots, elles contribuent d'un côté à la formation des nerfs périphériques et de l'autre à celle des racines centrales. Dans la suite, lorsque ces dernières abordent le canal neural, la différenciation filamenteuse se propage dans le rhombencéphale et l'extrémité antérieure de la moelle. Les prolongements neuronaux nés dans cette partie du canal médullaire contribuent à l'édification des faisceaux longitudinaux antérieurs et des racines motrices craniennes et rachidiennes. Au stade 33-34 du tableau de Harrison, les premiers nerfs rachidiens (les plus antérieurs) sont déjà ébauchés; en outre apparaissent, dans la région dorsale de la moelle, les neurones de Rohon-Beard (cellules sensitives centrales) dont les prolongements s'étendent jusqu'à la surface cutanée. Les nerfs mixtes sont à ce moment encore relativement peu fournis et très courts; ils s'arrêtent à mi-hauteur de la corde dorsale. Dans la suite, au stade 35-36, le nombre des fibres motrices et sensitives devient de plus en plus considérable et la branche ventrale des nerfs mixtes, déjà bien allongée, s'engage dans l'interstice qui sépare les différents muscles de la paroi abdominale et le péritoine. Elle longe cet

interstice et atteint la base des membres antérieurs au stade 37-38 seulement.

Quant au développement des pattes antérieures, leur détermination semble être, d'après les travaux de HARRISON, très précoce (stade 20-29); mais à ce stade on ne les reconnaît guère extérieurement; l'ébauche de ces membres n'est pour ainsi dire pas encore marquée, et leur emplacement se reconnaît uniquement à la saillie formée par le pronéphros. C'est seulement plus tard, soit au stade 36 du tableau de HARRISON, qu'on voit apparaître à ce niveau une proéminence globuleuse qui, par sa croissance très rapide, tend à se distinguer de l'entourage et à s'individualiser; elle forme bientôt (au stade 37-38) un bourgeon cônique dont la pointe est dirigée en arrière. Au stade 40-41 ce bourgeon, assez allongé, montre à son extrémité le début de sa différenciation digitale: tout d'abord on voit apparaître l'ébauche de deux doigts; mais, plus tard, un troisième doigt commence à se dessiner (stade 44-45).

La différenciation structurale des pattes antérieures ne commence à être vraiment appréciable qu'au stade 37-38; jusqu'alors les membres ne comprennent qu'une couche ectodermique et du mésenchyme composé d'éléments primitifs chargés de vitellus. Petit à petit on voit apparaître dans certains dérivés du feuillet moyen une structure fibrillaire; il s'agit là des premiers éléments musculaires de la patte qui se localisent surtout à la périphérie de cet organe. Ils forment dans leur ensemble une sorte de cylindre au centre duquel on voit apparaître, au stade 39-40, la première ébauche cartilagineuse. Dans la suite, le squelette, ainsi que la musculature, continuent leur différenciation, de sorte qu'au stade 45-46 le membre antérieur a déjà acquis sa structure presque définitive.

Quant à la première innervation des membres antérieurs, elle ne semble s'accomplir qu'au stade 37-38 du tableau de HARRISON: les fibres nerveuses qui, comme nous venons de le voir, apparaissent déjà chez des embryons plus jeunes (au stade 32-33), n'entrent au contact des pattes que lorsque celles-ci ont atteint une certaine longueur et ont commencé leur différenciation tissulaire. Les nerfs brachiaux sont au début très peu volumineux et n'atteignent que la base des membres; mais, leur croissance étant très rapide, ils ne tardent pas à parcourir toute la longueur des pattes (stade 39-40 du tableau de HARRISON). Au stade 45-46 le plexus brachial est déjà

constitué, grâce à l'anastomose des 3me, 4me et 5me nerfs rachidiens; les troncs nerveux qui s'en détachent semblent avoir déjà acquis leur distribution définitive.

Dans les cas de transplantation hétérotopique de l'ébauche des membres, dorsalement par rapport à sa place normale, les processus de développement semblent être les mêmes. Le greffon, qui fait au début une saillie à la surface de l'embryon, commence, au cours du deuxième jour qui suit l'opération, à s'amincir et à s'aplatir; ceci est sans doute dû à sa fusion plus complète avec le tissu sous-jacent. Dans la suite, son développement et sa différenciation marchent de pair avec ceux des membres antérieurs normaux de l'hôte. Au stade 36, cette ébauche transplantée forme une saillie globuleuse à la surface dorso-latérale de l'embryon, puis elle prend un aspect cônique (stade 37-38) et ne tarde pas à marquer le début de sa digitation (stade 40) qui se poursuit généralement normalement, de sorte qu'au stade 45-46 la patte supplémentaire possède déjà ses trois doigts.

Je n'insisterai pas sur les faits déjà connus, tels que la formation, aux dépens du greffon, de deux à quatre pattes (au lieu d'une) etc., un grand nombre d'auteurs les ayant déjà décrits. Je tiens cependant à remarquer que le développement normal de la patte supplémentaire, tel que je viens de le décrire, n'est pas un phénomène constant. Très souvent, l'ébauche greffée ne donne naissance qu'à un membre incomplet, ou bien à une patte tout à fait normale, mais très en retard dans son développement; alors que les extrémités antérieures de l'hôte sont déjà complètement formées et possèdent leurs trois doigts, le membre greffé n'est qu'au début de sa digitation et n'acquiert son aspect typique que plus tard. Ce fait, de l'inégalité de développement des membres hétérotopiques, a de l'importance, car, comme je le montrerai plus loin, le mode d'innervation de ces pattes supplémentaires dépend du degré de leur croissance.

A l'examen microscopique des larves d'*Amblystoma punctatum*, au stade 33-34 du tableau de Harrison, soit deux à trois jours après l'opération, on constate que le greffon, situé dans la région dorso-latérale de l'embryon, est formé d'une couche ectodermique, qui se continue sans démarcation quelconque avec la peau de l'hôte, et d'une couche mésodermique. Cette dernière est appliquée contre la face externe des myotomes de l'embryon et est constituée d'éléments riches en vitellus encore sans trace de différenciation.

Dans la suite, les globules vitellins tendent à diminuer et disparaissent presque complètement chez des larves plus avancées, soit au stade 35-36. A ce moment, bien que le membre supplémentaire se dessine déjà extérieurement sous forme d'un bourgeon globuleux très net, il ne montre encore pas signe de différenciation musculaire. Celle-ci ne commence à se manifester que plus tardivement, soit au stade 37-38; on voit alors apparaître des éléments contractiles, et un peu plus tard, des ébauches cartilagineuses (stade 39-40).

La pénétration des fibres nerveuses dans ces membres hétérotopiques, ainsi que je viens de le dire, ne se fait pas chez tous les

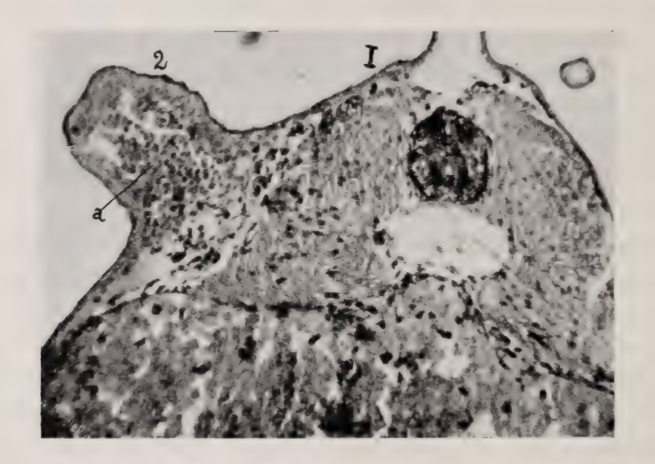


Fig. 1.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, opérée au stade 28-29 et fixée au stade 38-39. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Corps de l'embryon. 2 = Membre hétérotopique formé d'éléments mésenchymateux à peine différenciés. *a* = Une fibre nerveuse qui parcourt le membre dans presque toute sa longueur.

embryons en même temps ni de la même façon ; cela semble dépendre de l'intensité de croissance de ces pattes et de leur position. Mais, dans les cas où le développement du greffon se poursuit régulièrement, le territoire hétérotopique est abordé par les fibres nerveuses à peu près en même temps que les extrémités normales de l'hôte.

Au stade 35-36, lorsque les nerfs sont déjà ébauchés et que les fibres les plus longues atteignent l'extrémité ventrale de la corde, on trouve dans la région opérée quelques prolongements neuronaux

qui s'engagent transversalement dans le myotome et cheminent dans la direction du greffon. A cette époque il est cependant difficile de dire si ces expansions neuronales se dirigent vers le membre hétérotopique, ou vont simplement contribuer à l'innervation de la musculature latérale du corps. Dans certains cas, on a toutefois l'impression que les faisceaux de fibres engagés dans le myotome sont nettement destinés à l'innervation du membre hétérotopique; ce fait devient surtout démonstratif au stade 37-38, lorsque la patte greffée commence sa différenciation et que les nerfs déviés atteignent déjà sa base.

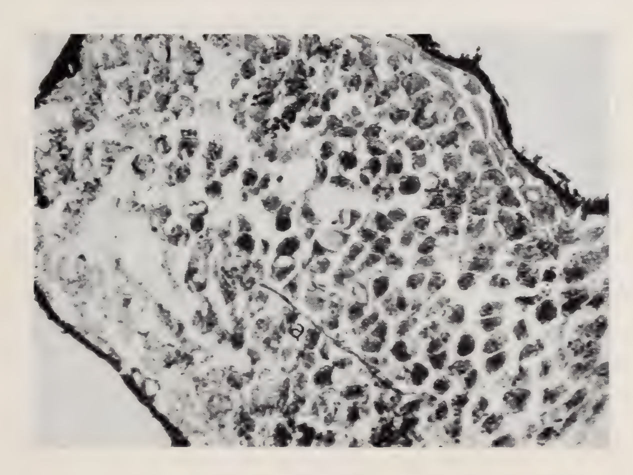


Fig. 2.

Le membre hétérotopique de la figure précédente à un grossissement 400.

a = La fibre nerveuse qui parcourt le membre hétérotopique.

Chez des embryons plus avancés (au stade 38-39), j'ai pu trouver des fibres nerveuses dans la patte hétérotopique elle-même. Il s'agit de prolongements neuronaux qui se détachent, à angle droit, de la moelle et des ganglions rachidiens et passent à travers le myotome pour aller se terminer à l'intérieur de la patte greffée. Les trois premières figures représentent deux coupes transversales de la région opérée d'un embryon d'*Amblystoma punctatum*, fixée au stade 38-39 du tableau de Harrison. A un faible grossissement, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 1, on aperçoit tout l'ensemble de cette région; d'un côté se trouve le membre hétérotopique, en

continuité avec la région latérale de l'hôte, et de l'autre tout le corps de l'embryon. La patte greffée présente un aspect typique, analogue à celui du membre antérieur normal; en forme de cône à pointe dirigée dorsalement, elle est constituée d'une couche ectodermique et d'une masse mésenchymateuse qui marque la toute première différenciation musculaire; par contre il n'y a pas encore trace de cartilage. Vers le milieu de la patte on aperçoit une ligne très fine qui n'est autre chose qu'un nerf, ainsi qu'on peut le voir à un plus fort grossissement.

La figure 2 ne montre que la patte greffée, mais à un très fort

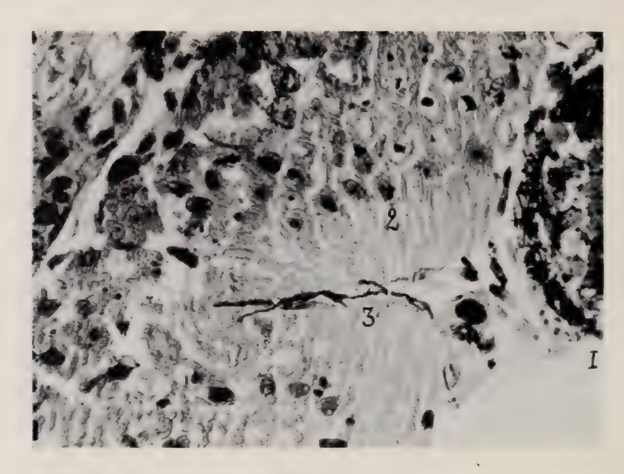


FIG. 3.

Coupe transversale de la même larve que celle des figures précédentes. Imprégnation argentique. Gross. 400.

1 = Moelle. 2 = Myotome. 3 = Nerf dévié qui traverse transversalement le myotome pour aller aborder le membre hétérotopique.

grossissement. On y voit la configuration générale des éléments mésenchymateux dont certains marquent un début de différenciation musculaire. Vers le centre de la préparation, on trouve le nerf qui parcourt le membre dans presque toute sa longueur et qui n'est formé que de trois fibres. Ces prolongements neuronaux, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 3, qui correspond à une coupe transversale un peu plus antérieure que la précédente, se détachent directement des centres nerveux et traversent le myotome suivant une ligne plus ou moins droite.

Dans le cas que je viens de décrire, le nerf, qui passe à travers la musculature latérale du corps pour se rendre à la patte greffée, est encore très grêle et pauvre en fibres, mais, lorsqu'on s'adresse à des embryons plus avancés dans leur développement, on trouve des faisceaux nerveux de plus en plus considérables.

La figure 4 représente une coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma* de cette série fixée au stade 39-40. La patte greffée se trouve, à cette période, en pleine différenciation; elle revêt la forme d'un cylindre dont la périphérie est constituée par une couche musculaire, et dont le centre est occupé par la première ébauche

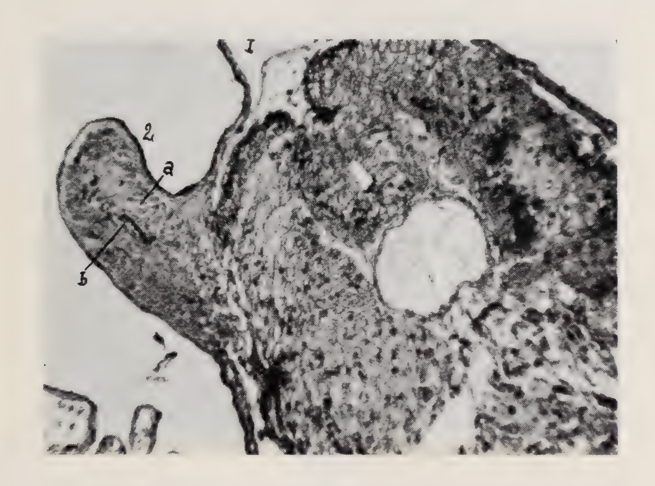


Fig. 4.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, opérée au stade 28-29 et fixée au stade 39-40. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Corps de l'embryon. 2 = Membre hétérotopique. *a* = Ebauche cartilagineuse. *b* = Faisceau nerveux qui traverse le membre.

cartilagineuse. Un peu en dehors du squelette se trouve un faisceau de fibres nerveuses, qui parcourent déjà le membre dans toute sa longueur. Il s'agit là d'un nerf plus ou moins volumineux qui, comme dans le cas précédent, passe à travers le myotome pour se rendre à la patte greffée.

La figure 5 représente une coupe transversale de la région opérée d'une autre larve d'*Amblystoma punctatum* fixée au stade 41-42. Dans ce cas, comme dans les deux précédents, le membre hétéro-

topique se trouve appliqué par sa base contre la face latérale des somites; par sa pointe il se dirige dorsalement et en arrière. Le nerf qui l'aborde est une branche du tronc ventral, dont il se détache à angle presque droit; il traverse transversalement le myotome et aborde la base de la patte greffée.

Le greffon, dans certains cas, où il n'a pas été placé tout à fait dorsalement, n'influence que partiellement le trajet des nerfs; la branche ventrale poursuit son trajet normal jusqu'à la hauteur de la patte transplantée (à mi-hauteur de la corde dorsale) et c'est seulement à ce niveau qu'elle donne naissance à une branche plus ou



Fig. 5.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, opérée au stade 28-29 et fixée au stade 41-42. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Base du membre greffé. 2 = Nerf engagé dans le myotome qui, sur les coupes suivantes, aborde la base de la patte transplantée.

moins volumineuse, qui s'engage directement dans le myotome, le traverse et aborde le transplantat.

La figure 6 représente une coupe transversale d'un embryon d'*Amblystoma punctatum*, fixé au stade 40 du tableau de Harrison. On ne voit sur cette figure qu'un fragment du membre hétérotopique, auquel aboutit une branche nerveuse encore peu volumineuse, mais à trajet anormal. Ce faisceau nerveux se détache de la branche ventrale du nerf mixte après que celle-ci a déjà longé, sur un parcours assez long, la face latérale de la corde dorsale.

Elle s'engage ensuite dans le myotome et le traverse suivant une ligne plus ou moins droite pour atteindre la base de la patte greffée.

De l'ensemble de cette description, il est à retenir que chez les larves d'*Amblystoma punctatum* les pattes hétérotopiques subissent leur développement et leur différenciation en temps normal, c'est-à-dire en même temps que les membres antérieurs de l'hôte. Quant à leur innervation, elle se fait aussi précocement que dans les cas où les extrémités ont une situation normale. Mais la pénétration des nerfs dans les membres hétérotopiques n'a lieu au stade 37-40 que lorsque ces pattes ont une croissance très intense. Par contre,

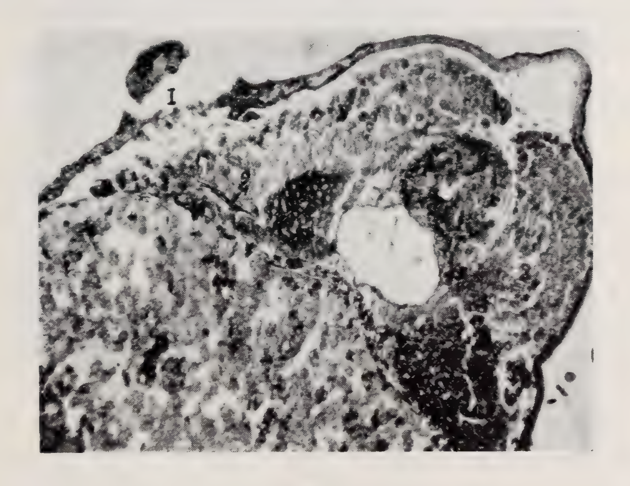


Fig. 6.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblostyma punctatum* opérée au stade 28-29 et fixée au stade 40. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Base de la patte transplantée. 2 = Nerf dévié dans sa partie terminale et qui va aborder le membre hétérotopique.

dans les cas où les extrémités transplantées sont retardées dans leur développement, on n'y trouve pas trace de fibres nerveuses, même à des stades plus avancés (42-44), alors que les pattes antérieures de l'hôte sont déjà innervées.

J'ai, d'autre part, fait remarquer que chez les larves d'*Amblystoma punctatum*, fixées à des stades jeunes, les membres hétérotopiques reçoivent généralement leur innervation d'une seule branche des nerfs mixtes et non pas du tronc ventral ou dorsal tout entier. L'influence du greffon semble donc être partielle, car seul un petit

faisceau de fibres nerveuses dévie de son trajet, pour aller aborder la patte hétérotopique, en passant à travers le myotome. En réalité, comme je le montrerai plus loin, il ne s'agit pas d'une action partielle; la déviation incomplète des nerfs, chez les larves d'*Amblystoma*, n'est pas due à l'influence attractive faible des membres, mais plutôt à leur activité relativement tardive. Chez des larves de *Triturus*, ainsi que chez celles d'*Amblystoma punctatum* (dans certaines conditions expérimentales que j'ai réalisées dernièrement), le nerf dorsal ou ventral en entier est très souvent dévié de son trajet pour aller innerver la patte greffée. Avant de décrire ces résultats, je voudrais encore examiner quelques larves d'*Amblystoma punctatum* fixées à des stades avancés.

c) *Innervation des membres hétérotopiques chez des larves d'Amblystoma punctatum avancées.*

Les embryons de cette série ont été fixés, soit au stade 46 du tableau de Harrison, soit encore plus tardivement. Le but était, premièrement, de voir si chez des larves âgées les pattes hétérotopiques ont une innervation analogue à celle que nous venons d'observer chez les animaux fixés très tôt, et d'autre part si elle ne diffère pas du mode d'innervation de chez le *Triturus*. Mes résultats semblent être très démonstratifs; comme dans la série que je viens de décrire, il est impossible de trouver la déviation, sous l'influence d'un membre hétérotopique, d'un nerf dorsal ou ventral en entier (cela se présente uniquement dans les cas de transplantation de l'ébauche présomptive d'un membre d'*Amblystoma* au stade 28-29 chez un embryon du même âge); dans d'autres conditions, ainsi qu'on le verra plus loin, les résultats changent.

Quant à l'origine des rameaux qui contribuent à l'innervation de ces pattes hétérotopiques, elle varie suivant la position de ces dernières; dans les cas où le greffon se trouve logé très dorsalement, soit au voisinage immédiat de la nageoire, c'est la branche dorsale qui contribue à son innervation. Généralement, c'est un petit rameau détaché de la branche en question qui se rend seul dans le nouveau territoire, soit après avoir contourné le bord dorsal du myotome, soit après avoir passé à travers la musculature latérale du corps. Le nerf dorsal se divise dans ces cas en deux branches, dont une garde son trajet habituel, tandis que l'autre se dévie sous l'influence du greffon.

Lorsque le greffon se trouve un peu à l'écart de la nageoire, c'est-à-dire un peu plus ventralement, il reçoit très souvent, outre les fibres venant du nerf dorsal, un rameau plus ou moins important se détachant de la branche ventrale qui, pour l'atteindre, passe à travers le myotome.

Enfin, lorsque la patte greffée est appliquée contre la face latérale des myotomes, son innervation est fournie intégralement par le nerf ventral; mais il s'agit également là d'une branche, et non pas

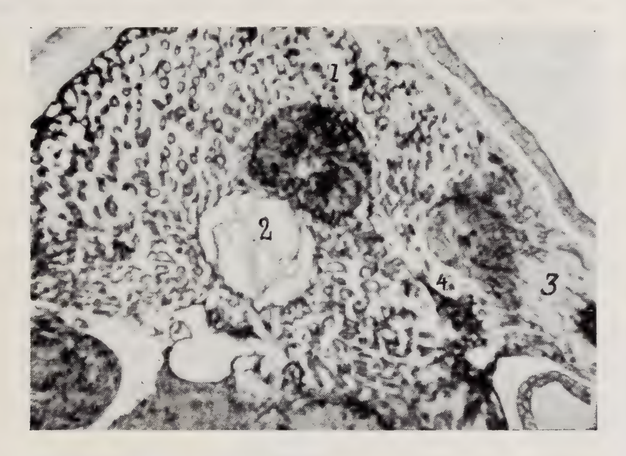


Fig. 7.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, opérée au stade 28-29 et fixée au stade 45-46. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Moelle. 2 = Corde dorsale. 3 = Membre hétérotopique. 4 = Nerf dévié qui, avant de s'engager dans le membre hétérotopique, forme une sorte de plexus en s'anastomosant avec une autre branche nerveuse.

du nerf ventral en entier, qui est dévié de son trajet pour aller se rendre vers le membre hétérotopique. Parfois, cette branche se détache du nerf mixte juste à l'endroit de sa formation par la réunion de la racine sensitive et motrice, et d'autres fois un peu plus loin, c'est-à-dire après que ce nerf a déjà effectué un certain trajet.

Normalement, ainsi que nous le savons, ce sont trois nerfs (3me, 4me et 5me nerfs rachidiens) qui contribuent à l'innervation d'une patte antérieure, tandis que dans les cas de membres hétérotopiques on ne trouve, généralement, qu'une seule branche nerveuse; très rarement deux troncs s'anastomosant à la base de l'extrémité greffée y forment une sorte de plexus.

La figure 7 représente une coupe transversale de la région du greffon d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, fixée au stade 45-46 du tableau de Harrison. Nous y apercevons une partie de la patte greffée à l'endroit où elle est abordée par une branche nerveuse. Ce rameau, plus ou moins volumineux, se détache du nerf ventral juste à l'endroit de sa naissance, c'est-à-dire tout de suite après la réunion des racines sensitive et motrice. Dès son origine, ce nerf s'engage dans le myotome, le traverse suivant une ligne oblique en dehors et ventralement et aboutit à la base de la patte transplantée. A ce niveau, le nerf dévié s'élargit considérablement, ce qui est dû à son anastomose avec une autre branche nerveuse qui contribue avec lui à la formation d'une sorte de plexus brachial qui, lui, envoie des ramuscules dans le ventre même.

Dans d'autres cas, comme je viens de le dire plus haut, c'est une branche unique qui est déviée de son trajet normal et qui contribue à l'innervation du membre hétérotopique.

J'aurais pu décrire quelques-uns de ces embryons, mais cela n'avancerait en rien notre étude; aussi, pour ne pas trop allonger ce travail, je passe tout de suite à l'étude de l'innervation des membres hétérotopiques chez les larves de *Triturus*.

d) *Le mode d'innervation des membres hétérotopiques chez les larves de Triturus.*

D'après les observations que je viens de faire il existe une différence notable entre les larves de *Triturus* et celles d'*Amblystoma*, le mode de développement de ces deux espèces animales n'étant pas le même. L'entrée en neurofibrillation des éléments ganglionnaires et du canal médullaire semble coïncider chez ces deux sortes de larves; chez les unes comme chez les autres elle commence au stade 31-32 du tableau de Harrison. Quant à la croissance des membres, elle semble nettement différente; tandis que chez les embryons d'*Amblystoma* les ébauches des pattes antérieures ne commencent à apparaître qu'à partir du stade 36-37, chez les larves de *Triturus* elles se dessinent déjà au stade 31-32[1]. A ce moment elles

[1] Pour déterminer le stade d'une larve de *Triturus*, par rapport à celle d'*Amblystoma punctatum* du tableau de Harrison, je me base plutôt sur l'état de développement général que sur le mode de croissance des membres antérieurs.

se présentent sous la forme d'une saillie globuleuse peu marquée, mais leur croissance est si rapide qu'au stade 36-37 ces membres marquent déjà le début de leur différenciation digitale.

Cette croissance et différenciation très précoces des membres chez les larves de *Triturus* semble avoir une grande importance au point de vue de leur innervation, surtout dans les cas de transplantation hétérotopique. Tandis que chez les larves d'*Amblystoma punctatum* les pattes greffées, dorsalement par rapport à leur place normale, reçoivent leur innervation seulement d'une branche du nerf ventral ou dorsal, chez les embryons de *Triturus* ce sont ces troncs nerveux en entier qui se dévient de leur trajet normal et vont aborder l'extrémité supplémentaire.

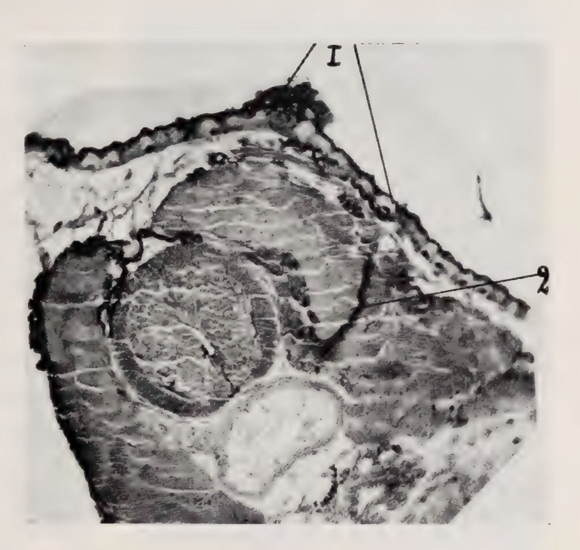


Fig. 8.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à un stade relativement avancé. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Base de la patte transplantée. 2 = La branche ventrale du nerf rachidien qui est déviée et qui se dirige à travers le myotome vers le membre hétérotopique.

La figure 8 représente une coupe transversale de la région du greffon chez une larve de *Triturus* fixée à un stade relativement avancé, c'est-à-dire après que l'embryon ait déjà commencé à se nourrir. A droite de la figure on aperçoit une légère élévation de la peau qui correspond à la base de la patte transplantée ; le reste du membre hétérotopique n'est visible que sur les coupes suivantes. La moelle et les ganglions rachidiens ont dans ce cas, ainsi qu'on le voit, un aspect typique, si ce n'est qu'ils sont légèrement hypertrophiés du côté opéré. D'autre part, ce qui est d'ailleurs le plus important, c'est que le nerf qui s'en détache présente un trajet nettement atypique. Il s'agit là de la branche ventrale du sixième nerf rachidien qui, au lieu de suivre, comme nor-

malement, l'espace compris entre la corde dorsale et le myotome, s'engage directement dans la musculature latérale du corps et la traverse de dedans en dehors. Ce nerf emprunte donc une voie atypique, mais qui le mène assez directement vers la base de la patte greffée.

Dans ce cas l'innervation du membre hétérotopique est assurée par deux nerfs; une vingtaine de coupes plus en arrière on trouve que la branche ventrale du septième nerf rachidien est également déviée de son trajet et qu'après avoir traversé le myotome, elle vient aborder la base du greffon.



Fig. 9.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée au stade 45-46. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Base du membre greffé. 2 = Branche ventrale du nerf mixte qui traverse le myotome pour aller vers la patte transplantée.

La figure 9 représente une coupe transversale d'une autre larve de *Triturus*, fixée à un stade relativement avancé. Elle montre également une déviation complète de la branche ventrale d'un des nerfs rachidiens. Dans ce cas, on trouve une augmentation du nombre des cellules différenciées dans la moitié de la moelle correspondant à la région opérée. Quant au ganglion rachidien, son volume dépasse deux fois celui du côté opposé; il en est de même du nerf qui s'en détache, qui est d'une très grande épaisseur. Dès son origine, ce nerf s'engage dans le myotome, le traverse obliquement en dehors et ventralement et aboutit à la base de la patte greffée. A cet endroit les somites semblent être découpés; en réalité il ne s'agit pas d'une lésion faite au moment de l'opération, mais plutôt d'un canal, en pleine musculature, produit par le trajet du nerf dévié, car cette fente n'existe qu'à l'endroit du passage de cette branche nerveuse; en avant et en arrière on ne trouve rien d'analogue, le myotome ayant conservé sa forme typique.

En somme, chez les deux embryons que je viens de décrire, ainsi que dans une autre série de cas où le membre hétérotopique se trouve appliqué contre la face latérale des somites, à la hauteur de la moelle ou de la corde dorsale, l'innervation du greffon est fournie par la branche ventrale des nerfs mixtes qui est déviée en entier dès son origine. Dans une autre série d'embryons de *Triturus* chez lesquels la patte supplémentaire a été transplantée un peu plus ventralement, légèrement en arrière des extrémités antérieures normales de l'hôte, la déviation du nerf a été soit partielle, soit totale. Le faisceau nerveux qui se forme par la réunion des racines sensitive et motrice, s'engage tout d'abord, comme normalement, dans l'espace compris entre la corde et le myotome, et c'est seulement après un trajet plus ou moins long qu'il se dévie et emprunte une voie anormale pour aller se rendre vers le greffon. Parfois, cette branche ventrale se divise en deux rameaux dont un continue son parcours habituel, en longeant la face latérale de la corde, tandis que l'autre, qui fait avec lui un angle presque droit, s'engage directement dans le myotome, le traverse et va contribuer à l'innervation de la patte hétérotopique.



Fig. 10.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à une période assez avancée. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre greffé. 2 = Branches nerveuses qui aboutissent à la patte transplantée.

La figure 10 représente une coupe transversale d'une larve de *Triturus* fixée à un stade assez avancé. Chez cet embryon, le membre hétérotopique se trouve en position relativement ventrale, sans toutefois atteindre le niveau des extrémités antérieures normales de l'hôte. A droite de la figure on aperçoit une partie de la patte greffée vers laquelle aboutissent deux ou trois branches nerveuses, provenant toutes du nerf ventral. Tout au début, ce

nerf longe la face latérale de la corde dorsale jusqu'à la hauteur de l'aorte; c'est seulement ensuite qu'il dévie et s'engage dans le myotome. Au cours de son trajet il se divise en plusieurs rameaux qui, eux, ont atteint la patte hétérotopique. Le ganglion rachidien est, dans ce cas, très hyperplasié et le nombre des cellules motrices de la moelle du côté opéré est supérieur à celui du côté sain.

La figure 11 représente une coupe transversale de la région du greffon d'une autre larve de *Triturus*, fixée à un stade relativement avancé, c'est-à-dire lorsque les membres antérieurs ont déjà acquis leur forme définitive. Sur cette figure, nous ne voyons que la base

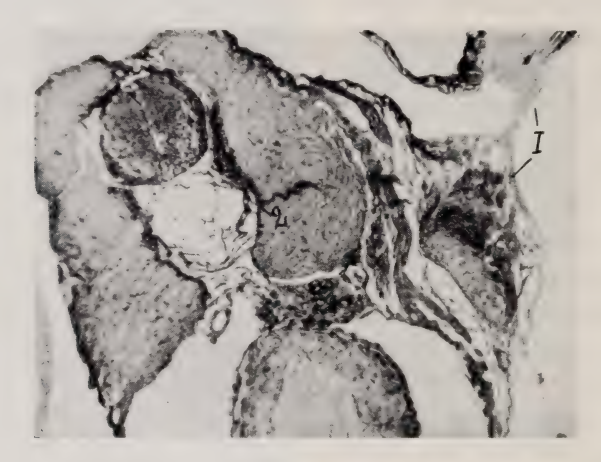


FIG. 11.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à une période assez avancée. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre hétérotopique. 2 = Nerf ventral qui se divise en deux branches et dont toutes les deux vont aborder la patte transplantée.

de la patte greffée, qui se trouve juste à la limite ventrale du myotome; la portion libre de ce membre est dirigée dorsalement. Le myotome du côté opéré n'a pas été endommagé par l'opération; il a donc conservé sa forme habituelle et offre le même aspect que celui du côté opposé. Quant au nerf de cette région (la branche ventrale), il se divise, tout de suite après sa formation, en deux branches de volume à peu près égal; une des branches longe la face latérale de la corde dorsale, tandis que l'autre, qui fait avec elle un angle presque droit, perfore le myotome pour aller innerver la

patte supplémentaire. Le trajet de ce rameau est sinueux dans l'épaisseur de la musculature latérale du corps et rectiligne en dehors d'elle. La branche qui longe la face latérale de la corde s'engage également dans le membre hétérotopique, mais seulement après avoir contourné le bord ventral du myotome. Dans ce cas, toutes les fibres du nerf mixte ont été déviées de leur trajet normal; mais, tandis que les unes ont été influencées par la patte à une légère distance de leur origine, les autres n'ont été attirées qu'après avoir effectué un grand parcours. Ce même phénomène s'observe dans un grand nombre de cas.

La figure 12 représente une coupe transversale d'une larve de *Triturus*, fixée à un stade assez avancé. La base de la patte greffée se trouve à gauche de la figure ; elle est appliquée contre la face externe de la moitié ventrale du myotome. La moelle ainsi que les ganglions rachidiens ne présentent, dans ce cas, rien de particulier; il en est de même des somites qui sont restés intacts au moment de l'opération. Quant à l'innervation de la patte greffée, elle est assurée par deux branches qui, comme on le voit sur la figure, viennent aborder la base du membre hétérotopique. Ces deux rameaux proviennent du même nerf ventral, qui comme dans le cas précédent se subdivise, tout de suite après avoir pris naissance, et dont un, le plus volumineux, à direction transversale, s'engage tout de suite dans le myotome et se dirige suivant une ligne presque droite vers la base de la patte greffée; l'autre rameau longe tout d'abord la face latérale de la corde dorsale; c'est seulement lorsqu'il

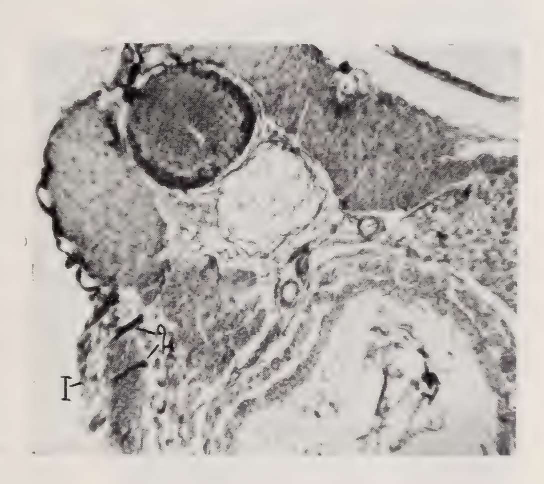


Fig. 12.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à une période assez avancée. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Base de la patte greffée. 2 = Deux branches nerveuses issues du même nerf ventral et allant se terminer dans le membre hétérotopique.

atteint la hauteur de l'aorte qu'il se dévie de son trajet normal, pour aller également contribuer à l'innervation du membre hétérotopique.

Lorsque la patte hétérotopique se trouve, chez les larves de *Triturus*, située très dorsalement, au voisinage immédiat de la nageoire, elle reçoit son innervation, comme je l'ai déjà dit pour les embryons d'*Amblystoma*, de la branche dorsale des nerfs mixtes. Parfois c'est ce rameau en entier qui perfore le myotome, ou contourne son bord dorsal, pour aller aborder le membre supplémentaire; d'autres fois c'est uniquement une branche de ce nerf qui s'engage dans le greffon.

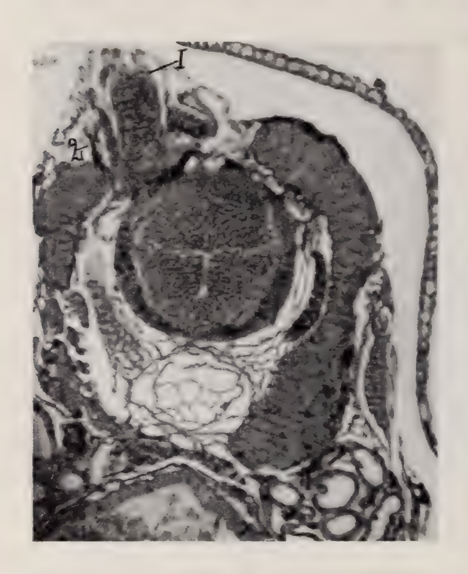


Fig. 13.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à une période assez avancée. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Cartilage du membre greffé. 2 = Nerf dorsal qui contourne le bord postérieure du myotome et pénètre dans la patte hétérotopique.

La figure 13 représente une coupe transversale de la région opérée d'une larve de *Triturus* de cette série, fixée à un stade relativement avancé. Le membre hétérotopique se trouve, chez cet embryon, au voisinage immédiat de la nageoire dorsale. En haut et à gauche de la figure on reconnaît le cartilage de cette patte qui s'arrête au contact même de la moelle. Celle-ci, ainsi que les ganglions rachidiens, n'ayant pas été touchée par l'opération, ne présente rien d'anormal, sauf qu'elle est nettement hyperplasiée par rapport au côté sain. Quant à la branche dorsale du nerf rachidien de cette région, elle contourne le bord postérieur du myotome et s'engage dans la patte greffée; on la voit à gauche du cartilage.

Les figures 14 et 15 représentent deux coupes transversales d'une autre larve de *Triturus*, chez laquelle le membre hétérotopique est situé très dorsalement. Dans ce cas, la patte greffée se trouve un peu plus à l'écart de la nageoire que chez l'embryon

précédent et reçoit son innervation d'un des nerfs dorsaux qui, pour l'atteindre, perfore le myotome. A droite et en haut de la figure 14, on aperçoit le membre supplémentaire, qui touche à peine la face externe de la musculature latérale du corps. La moitié de la moelle et le ganglion du côté opéré sont nettement hyperplasiés par rapport à ceux du côté sain. Le nerf dorsal, comme on le voit sur cette figure, se dirige, suivant une ligne presque droite, vers la patte greffée. Au cours de son trajet il se divise en trois ou quatre branches, dont une très importante aborde le membre supplémentaire, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 15.

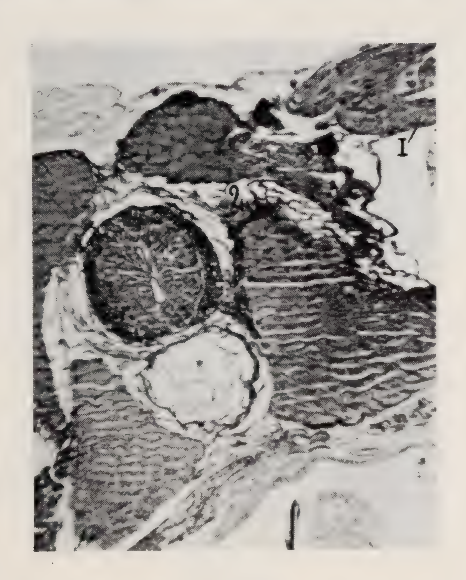


Fig. 14.

Coupe transversale d'une larve de *Triturus*, opérée au stade 28-29 et fixée à une période relativement avancée. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre greffé. 2 = Nerf dorsal qui se divise en trois branches et dont une va aborder la patte hétérotopique.

En somme, chez les larves de *Triturus*, l'ébauche présomptive d'une patte transplantée hétérotopiquement évolue tout à fait normalement et reçoit son innervation des nerfs dorsaux ou ventraux de l'hôte. Parfois, ce sont uniquement de petites branches de ces nerfs qui se dirigent, suivant une voie atypique, vers le greffon, mais dans un grand nombre de cas, ces troncs en entier sont déviés de leur trajet pour aller innerver le membre supplémentaire. Ce fait de la déviation complète des nerfs dès leur origine, que je viens d'observer chez les larves de *Triturus*, rend cette espèce animale distincte de celle d'*Amblystoma*. (Chez celle-ci, ainsi que je l'ai montré plus haut, c'est presque toujours une petite branche du nerf dorsal ou ventral qui est influencée dans son trajet par le greffon qu'elle innerve.)

Je me suis demandé si la différence entre le mode d'innervation des membres hétérotopiques chez ces deux espèces animales est due à une détermination moins prononcée du système nerveux

chez l'une que chez l'autre, ou plutôt à l'évolution plus précoce de l'ébauche des membres chez les larves de *Triturus* que chez celles d'*Amblystoma*, ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut. Pour résoudre ce problème, j'ai exécuté deux séries d'expériences. Dans la première série, j'ai transplanté le bourgeon de membre d'une larve d'*Amblystoma* avancée (stade 40-41) sur des embryons de la même espèce, mais plus jeunes (stade 28-29). Dans la deuxième série, le bourgeon de la patte de larves de *Triturus* avancée, fut greffé sur des embryons jeunes d'*Amblystoma*. J'ai pensé ainsi soumettre le canal neural de ces derniers, dès le début de sa différenciation, à l'influence des ébauches de membres en pleine croissance, comme on l'observe normalement chez les embryons de *Triturus*. Je décrirai tout d'abord la première série d'expériences qui se rapporte plus directement à la question posée ci-dessus.



Fig. 15.

Coupe transversale de la même larve que celle de la figure précédente. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre hétérotopique. 2 = Branche nerveuse issue du nerf dorsal qui aborde la patte transplantée.

e) *Transplantation hétérotopique du bourgeon de membre d'une larve d'Amblystoma avancée sur un embryon plus jeune.*

Dans cette série d'expériences, comme je viens de le dire, c'est le bourgeon de membre d'une larve d'*Amblystoma* avancée, au stade 40-41, qui fut transplanté sur des embryons de la même espèce, mais plus jeunes (stade 28-29). Le greffon, qui se trouve déjà au début de sa différenciation digitale, placé sur la face dorsale ou dorso-latérale des somites d'une larve jeune, s'y soude généralement très vite et sans difficulté. Déjà après une demi-heure, le membre transplanté fait corps avec les tissus de l'hôte, et 24 heures plus tard la région cicatricielle n'est plus visible extérieurement. Quant à la croissance de cette patte hétérotopique, elle n'est pour ainsi dire

pas arrêtée; ce membre continue son développement et sa différenciation comme s'il se trouvait à sa place normale, de sorte que pendant un certain temps, il est plus avancé que les extrémités antérieures de l'embryon porteur du greffon. Alors que les pattes de celui-ci commencent à peine à se dessiner, le greffon possède déjà ses trois doigts. Ce phénomène s'observe également à l'examen microscopique, où les tissus de la patte greffée sont nettement plus avancés dans leur différenciation que ceux des membres antérieurs normaux de l'hôte.

Quant à l'innervation de ces membres hétérotopiques, elle varie d'un embryon à l'autre; je ne décrirai ici que les cas les plus typiques et qui se rapportent directement à la question posée plus haut.

Lorsque la patte greffée se trouve appliquée contre la face latérale des somites, à la hauteur de la corde dorsale ou de la moelle, elle est abordée par la branche ventrale d'un des nerfs mixtes. Ce nerf est alors dévié dès son origine et traverse suivant une ligne droite le myotome pour aborder la patte supplémentaire. Egalement dans cette série, on trouve quelques cas où la déviation des nerfs n'est que partielle; mais il s'agit là de cas isolés et dans lesquels la croissance du greffon n'a pas été intense.

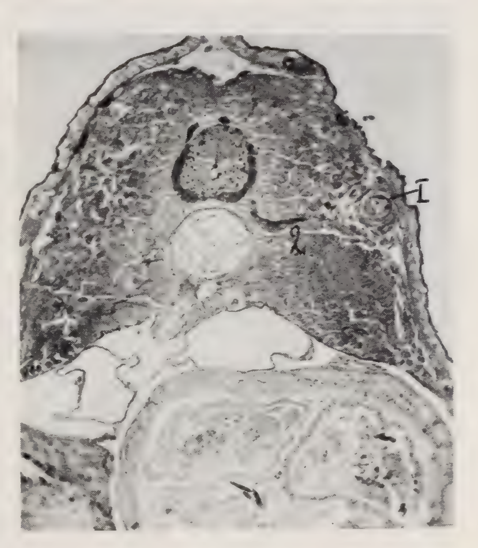


Fig. 16.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum* opérée au stade 28-29 et fixée au stade 45-46. Imprégnation argentique. Gross. 70.

1 = Cartilage du membre hétérotopique. 2 = Nerf ventral dévié qui va aborder la patte transplantée.

Les figures 16 et 17 représentent deux coupes transversales d'une larve d'*Amblystoma punctatum* de cette série, fixée au stade 46 du tableau de Harrisson. Sur la première photo (fig. 16), à droite, on aperçoit un fragment de cartilage qui n'est autre chose qu'une partie du squelette de la patte supplémentaire. Celle-ci se trouve appliquée sur la face latérale du myotome dans lequel elle est même légèrement enfoncée. La moelle, ainsi que la corde dorsale, ne

montrent dans ce cas rien d'anormal; la musculature, qui se trouve au voisinage immédiat de ces deux organes, ne semble pas non plus être altérée. Du nerf mixte, seule la branche ventrale présente un trajet nettement atypique; dès son origine, elle s'engage dans le myotome et le traverse pour atteindre la base de la patte greffée. Dans ce cas, la déviation du rameau nerveux est complète; elle est même accompagnée d'un déplacement de quelques cellules ganglionnaires qu'on aperçoit sur son trajet.

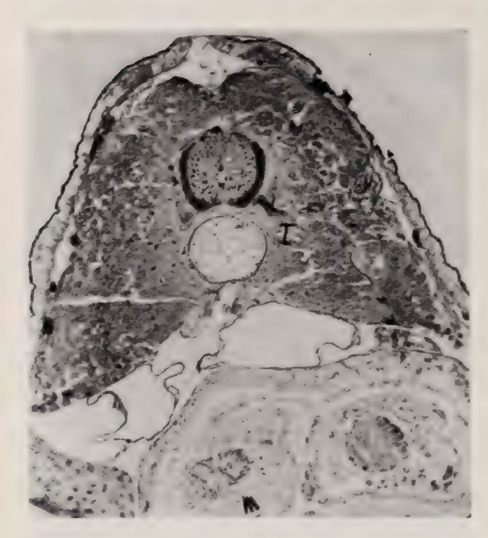


Fig. 17.

Coupe transversale de la même larve que celle de la figure précédente, mais située 200 micro plus en arrière. Imprégnation argentique. Gross. 70.

1 = Un autre nerf qui traverse transversalement le myotome pour aller se rendre à la patte transplantée.

La figure 17 nous montre une deuxième coupe, du même embryon, située 200 micro plus en arrière que la précédente et sur laquelle on voit la branche ventrale du nerf rachidien suivant, également dévié de son trajet. A ce niveau on ne voit plus la patte transplantée, mais ce nerf engagé dans le myotome a pu être suivi jusqu'à sa pénétration dans le membre hétérotopique.

En somme, dans le cas que je viens de décrire, ainsi que dans une autre série d'embryons où le membre transplanté provenait d'une larve avancée, ce sont les troncs nerveux en entier qui ont été déviés de leur trajet et contribuent à l'innervation du greffon.

f) *Greffe de bourgeon de membres de larves de Triturus avancées sur des larves d'Amblystoma jeunes.*

La transplantation du bourgeon des membres de larves de *Triturus* avancées sur des embryons d'*Amblystoma* jeunes présente certaines difficultés opératoires, le greffon ne se soudant pas facilement au tissu de l'hôte. J'ai employé dans ce cas des ponts de verre

très minces que j'appliquais sur les animaux opérés et qui, comprimant le transplantat, favorisait la cicatrisation. Parfois il fallait plus d'une heure pour que celle-ci se fasse, et la soudure complète ne s'accomplissait qu'au bout d'un jour. Un autre fait très intéressant, digne d'être signalé, c'est qu'à l'endroit du greffon on observait toujours une réaction de la part de l'hôte; il se formait, au cours du premier jour qui suivait l'opération, une sorte de proéminence due au gonflement des tissus, qui régressait dans la suite.

Quant à la croissance et à la différenciation de ces membres greffés, elles ont été généralement arrêtées ou en tout cas très retardées. Contrairement à ce que nous venons de voir chez les embryons de la série précédente, où le greffon provenait des larves de la même espèce, le bourgeon de membres de larves de *Triturus* avancées transplanté sur des embryons jeunes d'*Amblystoma* ne se développe pas, pendant les deux premières semaines qui suivent l'opération. Comme au moment de la transplantation, cette patte se trouve encore, 15 ou 20 jours plus tard, au tout début de sa digitation, alors que l'hôte se trouve déjà au stade 45-46 du tableau de HARRISSON, et que ses pattes antérieures normales possèdent leurs trois doigts. Cet arrêt de développement est parfois définitif, de sorte que le greffon conserve son volume et son aspect primitifs, même un mois après l'opération. D'autres fois, par contre, sans qu'on sache la raison, après une ou deux semaines d'inactivité, le membre transplanté commence tout à coup à s'accroître. Son volume n'atteint jamais celui des pattes antérieures normales de l'hôte, mais par contre sa différenciation digitale semble progresser très rapidement.

A l'examen histologique, on constate que dans les cas où la patte greffée fut arrêtée dans son développement, sa différenciation tissulaire n'avançait pas non plus. Cela se remarque surtout dans les dérivés mésodermiques, qui ont conservé leur structure primitive. Le membre transplanté reste très souvent, même un mois après l'opération, sans trace de cartilage, et la musculature ne s'y trouve que tout au début de sa différenciation myofibrillaire. Dans les cas où le greffon manifeste une certaine croissance, on commence à apercevoir des fragments de cartilage et des éléments contractiles assez avancés dans leur structure.

Enfin, chez les larves gardées en vie plus longtemps, c'est-à-dire

deux à trois mois, et chez lesquelles les membres hétérotopiques ont pu achever leur croissance, la différenciation tissulaire très avancée, se trouve à peu près au même stade que celle des pattes antérieures normales de l'hôte.

Quant à l'innervation de ces membres hétérotopiques, elle dépend justement de la croissance du greffon: dans les cas où la patte transplantée est restée complètement stationnaire dans son dévelopement et dans sa différenciation, elle ne reçoit point de nerfs. Comme je viens de le dire, ce membre, qui se trouve appliqué contre la face latérale des somites, est constitué d'une couche ectodermique en continuité parfaite avec la peau de l'hôte de sorte qu'on ne reconnaît pas de ligne de démarcation, et d'une masse mésodermique qui, elle, est de caractère embryonnaire très jeune et nettement séparée de la musculature latérale de l'embryon porteur du greffon. Au milieu de ce feuillet moyen du greffon, on ne trouve pas trace de fibres nerveuses ; d'autre part, il m'a été impossible d'observer dans la région opérée un changement quelconque dans le trajet des nerfs de l'hôte, qui ne semblent pas avoir été influencés dans leur parcours ; ceci peut également être dit pour le nerf latéral, qui passe au voisinage immédiat du greffon sans être dévié de son trajet.



Fig. 18.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum* opérée au stade 28-29 et fixée au stade 45-46. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre transplanté qui est resté trois semaines après l'opération sans montrer signe de croissance.

La figure 18 représente une coupe transversale de la région opérée d'une larve d'*Amblystoma punctatum* de cette série, fixée trois semaines après l'opération. Le greffon, qui provenait dans ce cas d'un embryon de *Triturus* au stade 38-39, fut transplanté sur une larve d'*Amblystoma* jeune (stade 29), où il est resté complètement

inactif et n'a subi aucune différenciation. Comme au moment de l'opération, il est composé d'éléments mésodermiques qui marquent à peine une structure filamenteuse; nulle part on ne trouve un début de différenciation cartilagineuse. Ce membre greffé ne semble pas avoir exercé une action attractive sur les nerfs de l'hôte et est resté sans innervation.

Dans d'autres cas, lorsque le greffon a commencé deux à trois semaines après l'opération à manifester des transformations, soit dans sa croissance, soit dans sa différenciation, il a été nettement abordé par les fibres nerveuses de l'hôte; mais cela s'observe unique-



Fig. 19.

Coupe transversale de la région opérée d'une larve d'*Amblystoma* fixée un mois après l'opération. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre normal de l'hôte. 2 = Membre greffé qui a déjà subi une certaine croissance, mais qui n'est pas encore abordé par les nerfs.

ment lorsque les larves expérimentées ont été gardées en vie suffisamment longtemps. Les embryons fixés trop tôt (un mois après l'opération) ne montrent aucune réaction de la part du système nerveux dans la région du greffon.

La figure 19 représente une coupe transversale de la région opérée d'une larve d'*Amblystoma*, fixée un mois après l'opération. Le greffon, qui provenait d'un embryon de *Triturus* au stade 40, a subi, au cours des quelques derniers jours qui ont précédé la

fixation, une certaine transformation. On y trouve des fragments de cartilage assez avancés dans leur différenciation et des fibres musculaires aussi évoluées que celles de l'hôte. Quant aux éléments nerveux, on n'en rencontre pas trace; les nerfs de l'embryon porteur du greffon ne semblent pas avoir été influencés par la patte hétérotopique; ils ont conservé du côté opéré, comme du côté sain, leurs trajet et distribution normaux. Il en est de même du nerf latéral qui passe au voisinage de la patte hétérotopique sans être dévié. Dans d'autres cas, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 20 qui représente une coupe transversale d'une de ces larves d'*Amblystoma*

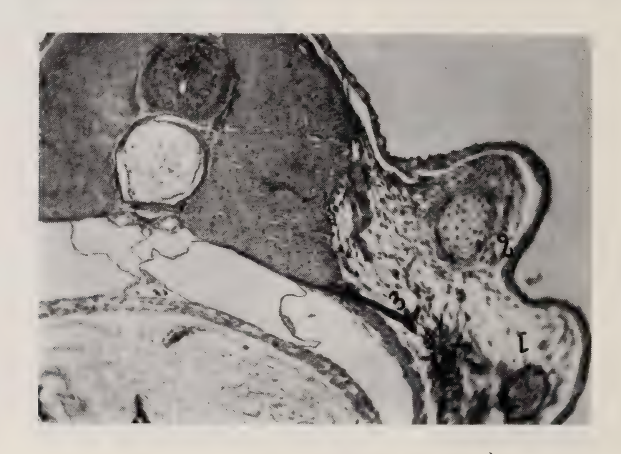


Fig. 20.

Coupe transversale d'une larve d'*Amblystoma punctatum*, fixée deux mois après l'opération. Imprégnation argentique. Gross. 100.

1 = Membre normal. 2 = Patte transplantée. 3 = Nerf ventral qui se divise en deux branches dont une va aborder la patte normale, tandis que l'autre se dirige vers le membre hétérotopique. et contribue à son innervation

gardées en vie pendant deux mois, la patte greffée à reçu une certaine innervation. Il s'agit là d'un transplantat, provenant d'une larve de *Triturus* au stade 40, qui a commencé à s'accroître deux semaines après l'opération. A l'examen microscopique, on trouve que la structure de ce membre hétérotopique se trouve au même degré de différenciation que les pattes antérieures normales de l'hôte. On y trouve un squelette cartilagineux de forme et de structure typiques; il en est de même de la musculature qui est très

avancée dans son évolution. Ce membre, ainsi que nous venons de le dire, est abordé par les fibres nerveuses de l'hôte qui se détachent de la partie terminale de la branche ventrale du nerf mixte de cette région. Comme dans la région non opérée, ce nerf chemine tout d'abord dans l'espace compris entre la corde dorsale et le myotome, puis dans l'interstice qui sépare la musculature abdominale et le péritoine, et c'est seulement lorsqu'il passe au voisinage de la patte greffée qu'il lui abandonne une branche plus ou moins volumineuse.

En somme, dans les cas de transplantation hétérotopique de l'ébauche des membres de *Triturus* avancés sur des larves d'*Amblystoma* jeunes, on observe des phénomènes très intéressants en ce qui concerne la causalité du trajet de la fibre nerveuse. Tout au début, lorsque le greffon est arrêté dans sa croissance, il n'exerce point d'influence attractive sur les nerfs de l'hôte et il reste sans innervation. Son activité commence à se manifester seulement plus tard, lorsqu'il reprend son développement et sa différenciation. Les nerfs qui abordent dans ce cas la patte supplémentaire ne sont altérés dans leur trajet que dans leur portion terminale.

III. Discussion.

Dans un de mes travaux antérieurs, j'ai déjà démontré que chez les larves de Triton, les membres hétérotopiques, c'est-à-dire situés plus dorsalement que les pattes antérieures normales, peuvent recevoir leur innervation de la branche ventrale des nerfs mixtes qui, pour les atteindre, doit suivre un trajet atypique, en passant entre les faisceaux musculaires du myotome. Ce nerf, dévié de son trajet dès son origine, se dirige suivant la voie la plus courte et la plus directe vers la base du membre hétérotopique. Le fait que la déviation des nerfs s'effectue uniquement en présence des pattes greffées dorsalement, ne peut s'expliquer autrement que par l'action attractive de ces membres; cette influence doit s'exercer de très bonne heure, car une fois les nerfs formés et possédant une certaine longueur, il semble impossible qu'ils puissent être déviés.

On pouvait penser qu'une lésion faite au moment de l'opération, qui traverserait le myotome, préparerait ainsi une voie pour les fibres nerveuses en croissance. Or, comme je l'ai fait remarquer, toutes les précautions ont été prises pour ne pas entamer, au moment de l'opération, les somites. D'autre part, dans les cas où les myotomes ont été détruits au voisinage de l'origine des nerfs, le trajet de deux-ci n'a jamais été altéré en l'absence d'une patte.

La série d'expériences que je viens de décrire ci-dessus semble confirmer mon point de vue; c'est-à-dire que le trajet de la fibre nerveuse est déterminé par l'organe périphérique qu'elle innerve, et que l'action attractive de cet organe s'exerce de très bonne heure, soit déjà dès le début de la différenciation des neuroblastes.

Chez les larves de *Triturus* qui ont été fixées à des stades relativement avancés, ainsi que nous venons de le voir, il y avait, en présence d'un membre hétérotopique, déviation des nerfs dorsaux ou ventraux en entier. Le trajet de ces branches nerveuses semble nettement dépendre de la position du greffon: dans les cas où celui-ci se trouve au voisinage immédiat de la nageoire, c'est la branche dorsale des nerfs mixtes qui est attirée, et dans les cas où la patte hétérotopique se rapproche de la paroi abdominale, c'est le rameau ventral qui contribue à son innervation. Enfin, chez

quelques larves où le transplantat offre une position intermédiaire, il attire très souvent les deux branches nerveuses à la fois. Ces faits ne peuvent guère s'expliquer par la théorie de la moindre résistance ni par celle des voies préétablies; seule l'action attractive des organes périphériques semble être à la base de ces déviations des prolongements neuronaux.

Le fait que les membres hétérotopiques sont abordés par les nerfs en même temps que les pattes antérieures normales, ainsi que nous venons de le voir chez les larves d'*Amblystoma* fixées jeunes, et que ces fibres nerveuses s'engagent dans le myotome dès leur origine, est une preuve tout à fait démonstrative en faveur de notre hypothèse, de la précocité de l'influence attractive des organes périphériques. Chez les embryons représentés par les figures 1 à 5 (fixés au stade 38-39 du tableau de Harrison) les greffons sont déjà abordés par les fibres nerveuses de l'hôte. Ces prolongements neuronaux traversent la musculature latérale du corps, dans laquelle on les voit s'engager, chez des embryons encore plus jeunes (au stade 36 du tableau de Harrison).

Les branches nerveuses destinées à l'innervation des membres hétérotopiques apparaissent donc en même temps que celles qui abordent les pattes antérieures normales de l'hôte; mais tandis que ces dernières suivent, au cours de leur trajet, l'espace compris entre la corde et le myotome, les rameaux qu'on peut considérer comme supplémentaires empruntent, dès leur origine, une voie tout à fait atypique et se dirigent suivant une ligne droite vers le greffon. Celui-ci semble donc être à la base de la formation et de la direction de ces nerfs.

Le fait que chez les embryons d'*Amblystoma punctatum* fixés à des stades jeunes les membres hétérotopiques sont abordés uniquement par de petites branches nerveuses, et non par les troncs dorsal ou ventral en entier, ne nous étonne pas. Comme je l'ai fait remarquer plus haut, ce phénomène est général dans cette espèce animale, et même chez des larves relativement avancées dans leur développement, je n'ai pu trouver que de petits rameaux déviés de leur trajet et allant innerver la patte supplémentaire. Ce n'est pas le cas avec les embryons de *Triturus*, chez lesquels le membre hétérotopique peut influencer le trajet des nerfs rachidiens dorsal ou ventral, en entier. Il s'agit là d'un phénomène qui s'explique par une plus ou moins grande précocité dans l'apparition de l'ébauche

des membres par rapport au moment de l'entrée en neurofibrillation des éléments du canal médullaire.

Chez les larves d'*Amblystoma punctatum*, ainsi que je viens de le montrer plus haut, le développement des pattes antérieures est relativement tardif; au moment où les cellules ganglionnaires et médullaires commencent leur transformation filamenteuse (stade 31-32 du tableau de Harrison), l'ébauche des extrémités n'est pas encore marquée. Les membres apparaissent seulement plus tardivement, soit au stade 36-37, alors que les neuroblastes de la moelle ont déjà bien avancé dans leur différenciation et ont contribué à l'édification d'un grand nombre de nerfs rachidiens. Ces nerfs une fois formés, ils acquièrent un certain trajet (déterminé par le myotome ou par la peau) qui ne peut plus être altéré par les ébauches des membres transplantés hétérotopiquement; seules les fibres nerveuses qui naissent par la suite peuvent être attirées par le greffon.

Je crois donc pouvoir attribuer la déviation partielle des nerfs chez les larves d'*Amblystoma punctatum* (c'est-à-dire le fait que seule une partie des branches dorsale ou ventrale est influencée dans son trajet par le membre hétérotopique) à la différenciation plutôt tardive de la patte supplémentaire. Cette hypothèse semble trouver sa confirmation dans la série d'autres expériences que je viens de décrire.

Comme je l'ai déjà démontré dans mes travaux antérieurs et comme on a pu le voir ci-dessus, chez les larves de *Triturus*, les membres transplantés hétérotopiquement, dorsalement par rapport à leur place normale, sont abordés très souvent, non pas par une branche des nerfs ventraux ou dorsaux, mais par ces troncs nerveux en entier. Or il s'agit là d'une espèce animale chez qui l'ébauche des membres antérieurs apparaît très précocement. C'est en effet au stade 31-32 que ces bourgeons commencent à se dessiner chez les larves de *Triturus;* au stade 36-37 ils marquent déjà le début de leur différenciation digitale. Lors de sa transplantation hétérotopique, l'ébauche d'une extrémité semble évoluer en temps normal; sa croissance, ainsi que sa différenciation, coïncident dans ce cas avec la neurofibrillation des éléments du canal médullaire. Les fibres nerveuses nées de ce dernier peuvent donc, dès le début, être influencées dans leur trajet par cette patte en développement. C'est pourquoi on trouve chez les larves de cette espèce animale

des nerfs entiers déviés de leur parcours normal et allant vers le greffon.

Un fait encore plus démonstratif en faveur de mon hypothèse est que chez les larves d'*Amblystoma* il a également été possible de provoquer la déviation complète des nerfs. Dans le cas de transplantation de l'ébauche des membres d'embryons avancés sur des larves plus jeunes, nous venons de voir que très souvent la branche ventrale en entier contribue à l'innervation du greffon. La patte hétérotopique, qui provient d'un animal au stade 40-41, transplantée sur la face dorso-latérale d'une larve plus jeune (au stade 28-29) continue son développement comme normalement; sa croissance et sa différenciation, qui coïncident, dans ces conditions, avec l'entrée en neurofibrillation des éléments du canal médullaire, influencent donc le trajet des nerfs rachidiens dès leur formation et provoquent leur déviation complète.

Dans ces cas, j'ai en somme réalisé expériementalement, chez des larves d'*Amblystoma punctatum*, un mode de croissance analogue à celui qu'on observe normalement chez les embryons de *Triturus*, en soumettant le canal neural, dès le début de sa différenciation, sous l'influence des membres en croissances (normalement, la croissance des membres est postérieure à la différenciation des premiers neuroblastes). Les résultats positifs que nous venons d'observer, c'est-à-dire la déviation des troncs nerveux en entier, même chez les embryons de cette espèce animale, confirme donc mon point de vue: l'influence partielle du greffon (comme on vient de l'observer chez les larves d'*Amblystoma* fixées à différents stades du développement où seules des petites branches nerveuses ont été attirées par le greffon) est due uniquement à son développement relativement tardif et non pas à la prédétermination du système nerveux.

D'une manière générale, nous pouvons donc conclure, nous basant sur les expériences ci-dessus, que le trajet de la fibre nerveuse est déterminé de très bonne heure, soit déjà dès sa formation, par les organes périphériques. La déviation des prolongements neuronaux est due à l'action attractive des pattes en position hétérotopique, mais celles-ci n'agissent que lorsqu'elles sont en croissance. Le développement très précoce des membres greffés, tel qu'on le voit chez les larves de *Triturus*, provoque des changements dans le trajet des troncs nerveux dorsal ou ventral en entier, tandis que

les extrémités qui croissent tardivement n'attirent que des branches qui naissent secondairement.

Le fait que l'influence des organes périphériques sur le trajet des nerfs est due à leur croissance et différenciation trouve son affirmation dans les expériences de transplantation hétérotopique du bourgeon de membres de larves de *Triturus* avancées sur des embryons jeunes (stade 28-29) d'*Amblystoma*. Dans ces cas, ainsi qu'on l'a vu plus haut, le greffon reste sans aucune innervation tant qu'il est arrêté dans son développement; c'est seulement lorsqu'il manifeste, deux ou trois semaines après l'opération, une certaine activité de croissance, qu'il est abordé par les nerfs de l'hôte. Ces expérience parlent contre la conception de Cajal, qui attribua un rôle important aux éléments de la gaine de Schwann dans la direction de la fibre nerveuse. D'après l'auteur espagnol, ce seraient les produits de dégénérescence du bout périphérique d'un nerf coupé qui, par une sorte de neurotropisme, influenceraient la régénération, dans un sens donné, du bout central de la fibre nerveuse. Si cette conception était exacte, le bourgeon du membre d'un embryon avancé devrait exercer une action attractive très considérable, car ce greffon possède déjà des fibres nerveuses qui, une fois séparées de leur corps cellulaire, entrent sûrement en dégénérescence. Or, comme nous venons de le voir, un tel transplantat reste généralement inactif pendant au moins deux semaines.

L'absence d'attraction nerveuse, dans ces cas, ne peut pas être attribuée au fait qu'il s'agit d'hétérogreffes (le bourgeon de la patte transplanté sur une larve d'*Amblystoma* jeune provenait d'un embryon de *Triturus* avancé), car une vingtaine de jours après l'opération, lorsque la patte transplantée commence à manifester une certaine activité dans son développement, elle est abordée par les prolongements neuronaux de l'hôte. Le trajet des nerfs d'une espèce animale peut donc être influencé par les organes périphériques d'une autres espèce, à condition que ces organes soient en croissance et en différenciation.

Les membres n'influencent donc la neurofibrillation des éléments nobles et n'attirent leurs prolongements qu'à partir du moment où ils commencent à s'organiser; l'ébauche présomptive ne semble pas avoir d'importance tant qu'elle n'est pas visible extérieurement. Dans les cas de transplantation hétérotopique, lorsque le bourgeon de la patte commence à se développer, mais que sa croissance est

très lente, il n'est généralement pas abordé par les fibres nerveuses de l'hôte. Les premiers prolongements neuronaux qui se forment (chez une larve d'*Amblystoma*), avant l'apparition de l'ébauche des membres antérieurs, sont certainement influencés, aussi bien dans leur formation que dans leur trajet, par les autres tissus à différenciation plus précoce. Tout récemment, j'ai démontré qu'également les somites exercent une influence attractive sur les nerfs. Chez des larves parabiotiques unimédullaires d'*Amblystoma punctatum* les myotomes internes, qui sont dépourvus de leur innervation normale, sont très souvent abordés par les branches des nerfs externes. La formation de ces rameaux supplémentaires, ainsi que leur trajet atypique (ils passent en avant de la corde) ne peut s'expliquer autrement que par l'action inductive et attractive de la musculature latérale du corps.

Les éléments du canal neural semblent suivre dans leur différenciation la transformation des tissus périphériques; tout d'abord entreraient en neurofibrillation les cellules qui contribuent à l'innervation de la peau et des somites, ceux-ci se développant en premier lieu; ensuite celles en relation avec les membres et les autres organes qui apparaissent plus tardivement. Ceci une fois admis, il reste encore à se demander s'il existe entre les tissus périphériques et les neuroblastes qui contribuent à leur innervation une relation de spécificité: en d'autres termes, les prolongements neuronaux qui normalement abordent un organe donné sont-ils strictement liés à cet organe, ou bien peuvent-ils se mettre également au contact d'un tout autre tissu ?

Comme je l'ai déjà fait remarquer dans mes travaux précédents, je crois que l'attraction nerveuse est de nature spécifique, à la condition de prendre uniquement en considération la distinction entre les éléments liés à la vie de relation et ceux liés à la vie de nutrition: un organe périphérique, tel qu'un membre, n'attirerait que des fibres somatiques, motrices et sensitives; par contre une vésicule optique provoquerait plutôt la formation d'un ganglion ciliaire, sympathique. Quant aux différents nerfs craniens et rachidiens, ils ne semblent guère se distinguer; ils peuvent, les uns comme les autres, contribuer à l'innervation d'un membre. Une patte antérieure transplantée à la place de la vésicule optique ou auditive attire des branches d'un des nerfs de la tête, et, greffée dans la région dorso-latérale du corps, cette extrémité peut être abordée

par les fibres nerveuses qui sont destinées à l'innervation des somites ou encore d'autres organes, dont le développement et la différenciation sont d'une activité moins grande que ceux du membre. Je reprendrai encore cette question de la spécificité de l'action attractive des organes périphériques sur les nerfs dans un autre travail, en y apportant des preuves très démonstratives.

En admettant que l'action attractive des organes périphériques est très précoce, je ne veux pas dire qu'elle soit limitée uniquement aux premiers stades du développement: en réalité, elle semble s'exercer pendant toute la vie embryonnaire et même à l'âge adulte. Des expériences citées ci-dessus, nous voyons que lorsqu'un membre greffé hétérotopiquement est arrêté dans sa croissance, ou se développe très lentement, on n'y trouve pas trace de nerfs. C'est seulement lorsque le transplantat commence à manifester une certaine différenciation qu'il est abordé par les prolongements neuronaux de l'hôte. Les nerfs de la région opérée poursuivent dans ce cas leur trajet normal; ils passent dans l'espace compris entre la corde et le myotome, puis entre les différents muscles de la paroi abdominale et c'est seulement lorsqu'ils se trouvent au voisinage du greffon qu'ils lui abandonnent quelques petits rameaux. Ces branches, qui peuvent être considérées comme supplémentaires, n'ont en somme été attirées que tardivement, soit à un stade où les membres normaux de l'hôte sont déjà largement innervés. Lorsque cette influence attractive s'exerce plus précocement, nous trouvons une partie du nerf, déviée dès son origine, qui traverse le myotome, et une autre (le reste de la branche ventrale) qui n'est altérée que dans l'extrémité terminale de son trajet, mais qui va également se rendre à la patte greffée.

Ces faits me permettent de conclure que tant qu'un organe n'a pas son innervation, il possède, même à des stades avancés, un pouvoir attractif sur les fibres nerveuses. Cette influence paraît s'épuiser dès que les tissus entrent en contact avec les prolongements neuronaux. Il est ainsi facile de comprendre l'absence de perturbation dans la distribution nerveuse chez des animaux normaux, et leur fréquence lors d'opérations telles que je viens d'en décrire.

Normalement, lorsque les organes périphériques reçoivent leur innervation au fur et à mesure de leur développement, ils perdent donc leur pouvoir attractif et n'agissent pas sur les nerfs

du voisinage. Par contre, après l'extirpation d'une moitié de la moelle lombo-sacrée (Hamburger) ou dans la parabiose unimédullaire (Szepsenwol) ou encore dans les cas de transplantation hétérotopique de l'ébauche d'un membre, le territoire, qui reste pendant un certain temps sans innervation, attire des branches nerveuses d'une toute autre région.

Quant à la direction de l'action attractive des organes périphériques, je crois, contrairement à l'opinion de Rogers, qu'elle s'exerce dans tous les sens. Dans ses expériences de transplantation des fragments de moelle au voisinage de la patte antérieure, l'auteur américain a remarqué que seuls les greffons situés dorsalement par rapport à la patte antérieure sont influencés dans leur différenciation et envoient des fibres vers le membre. Par contre, les transplantats situés ventralement, en avant ou en arrière de l'extrémité, ne semblent pas contribuer à son innervation. Ce fait, ainsi que je le suppose, ne doit pas être attribué à la direction dans un seul sens de l'influence attractive du membre antérieur, mais à un phénomène tout autre.

Me basant sur mes expériences de parabiose unimédullaire, j'ai conclu, dans mes travaux antérieurs, que l'action attractive des organes périphériques se propage dans tous les sens, mais que son intensité n'est pas partout la même: elle est maxima au voisinage immédiat des tissus dont elle émane, et diminue au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. Normalement, les différents territoires reçoivent leur innervation de la région la plus proche du canal neural, c'est-à-dire de la zone où leur influence attractive est très forte. Par contre, lorsqu'un organe (patte par exemple) est dépourvu de ses centres et nerfs propres (cas de parabiose unimédullaire ou après extirpation d'une moitié de moelle lombo-sacrée dans les expériences de Hamburger) il est abordé par les branches nerveuses venant des centres lointains situés dans la zone d'influence attractive minima.

Dans les expériences de Rogers les résultats positifs ou négatifs peuvent être attribués au fait que les animaux opérés conservent leurs centres et nerfs propres; dans ces cas, seuls les greffons qui se trouvent dans le champ où l'action attractive des membres est très prononcée sont influencés dans leur différenciation en même temps que le canal médullaire de l'hôte. Par contre, les transplantats un peu éloignés de cette zone restent inactifs, parce que les

pattes antérieures ayant reçu leur innervation normale sont pour ainsi dire neutralisées.

Dans les cas décrits ci-dessus, ainsi que nous venons de le voir, c'est tantôt la branche dorsale des nerfs mixtes, tantôt le rameau ventral, qui est attiré par le membre hétérotopique. Cela dépend surtout et uniquement de la position de la patte. D'autre part, lorsque la croissance du greffon est très précoce, son action attractive semble se propager dans le sens transversal à la direction de la moelle, dont il reçoit des branches nerveuses à trajet rectiligne. Mais, dans les cas où le développement des membres transplantés est tardif, ce sont plutôt des rameaux de l'extrémité périphérique du nerf ventral qui l'abordent; l'action attractive semble donc se propager également dans le sens ventral.

En somme, il semble nettement que c'est le degré de croissance des membres hétérotopiques et leur position qui importent dans le choix des nerfs; le pouvoir attractif des organes périphériques semble donc se propager dans tous les sens.

IV. Résumé.

L'ébauche présomptive des membres antérieurs de jeunes larves d'*Amblystoma* fut transplantée hétérotopiquement, dorsalement par rapport à sa place normale, sur d'autres embryons du même âge (stade 28-29 du tableau de Harrison) et de même espèce. Les animaux opérés, qui ont été fixés à toutes les périodes de leur développement, montrent que la déviation des fibres nerveuses, qui contribuent à l'innervation de la patte greffée, s'effectue de très bonne heure, soit déjà dès leur formation.

Chez les larves d'*Amblystoma*, c'est généralement une branche du nerf dorsal ou ventral (et non pas ces troncs en entier) qui est déviée de son trajet et qui contribue à l'innervation du membre hétérotopique.

Chez les larves de *Triturus* opérées au stade 28-29 du tableau de Harrison, les pattes transplantées dorsalement attirent très souvent en entier la branche dorsale ou ventrale des nerfs mixtes.

Cette variation des résultats d'une espèce animale à l'autre semble être due à leur mode de développement qui est un peu différent. Tandis que chez les larves d'*Amblystoma* les pattes antérieures apparaissent seulement au stade 36-37, alors que les nerfs rachidiens sont déjà en partie formés, chez les embryons de *Triturus*, l'ébauche des membres commence à se dessiner au stade 31-32, c'est-à-dire en même temps que débute la différenciation neuronale dans la moelle.

Lors de la transplantation du bourgeon des membres de larves d'*Amblystoma* avancées (stade 39-40 du tableau de Harrison) sur des embryons de la même espèce, mais plus jeunes, le greffon continue généralement son développement comme normalement et attire, dans ces conditions, des troncs nerveux (dorsal ou ventral) en entier. Dans ces cas, les nerfs rachidiens ont été soumis à l'influence attractive des membres déjà de très bonne heure (comme chez les larves de *Triturus*), d'où leur déviation complète.

Les bourgeons des membres de larves de *Triturus* avancées (stade 40-41 du tableau de Harrison) transplantés hétérotopiquement sur des larves d'*Amblystoma* jeunes (stade 28-29) se soudent très difficilement; une fois cicatrisés, ils subissent généralement pendant un certain temps un arrêt de développement. Alors que la

patte antérieure normale de l'hôte possède déjà ses trois doigts au complet, le membre transplanté se trouve encore, deux ou trois semaines après l'opération, tout au début de sa digitation (comme au moment de sa transplantation).

Ces pattes hétérotopiques n'exercent aucune action attractive sur les nerfs de l'hôte tant qu'elles restent stationnaires dans leur croissance. Par contre, lorsqu'elles commencent, deux ou trois semaines après l'opération, à se différencier, elles sont nettement abordées par les branches nerveuses de la larve porteuse du greffon. Ces rameaux se détachent généralement de l'extrémité périphérique des nerfs ventraux ou dorsaux.

Ces résultats me permettent de conclure que c'est par leur croissance et leur différenciation que les organes périphériques influencent le trajet des nerfs. Les produits de dégénérescence du bout périphérique d'un nerf coupé ne semblent pas avoir une action quelconque.

L'action attractive des membres, qui commence à se manifester déjà de très bonne heure, ne semble pas s'épuiser tant que l'organe périphérique n'a pas reçu son innervation. Dans les cas où la patte transplantée a subi, au début, un arrêt de développement, son action attractive s'exerce plus tardivement sur l'extrémité périphérique des nerfs déjà formés.

L'influence attractive des organes périphériques semble se propager dans tous les sens, mais son intensité paraît diminuer au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la source dont elle émane.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

(Voir dans mes travaux précédents.)

1937. Szepsenwol, J. *Le trajet anormal des nerfs sous l'influence des membres en position hétérotopique chez des larves d'amphibiens urodèles.* Rev. Suisse de Zool. T. 44, nº 5.

1938. —— *Système nerveux central et périphérique de jumeaux parabiotiques unimédullaires obtenus avec des larves d'Amphibiens* (Contribution à l'étude de la causalité du trajet de la fibre nerveuse). Rev. Suisse de Zool., T. 45, nº 2.

Tome 46, nº 2. — Janvier 1939.

Araignées américaines du Musée d'histoire naturelle de Bâle

par le

Prof. Dr C. de MELLO-LEITAO

(Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brésil).

Avec 86 figures dans le texte.

Mon collègue, le Dr Jean Roux, m'a confié l'étude des Araignées américaines des collections du Musée de Bâle, recueillies par MM. Bleek, Dr H.-G. Kugler, Dr A. Masarey, Moesch, L. Paravicini, Riedtmann, Dr P. Mérian, Schweizer, Ternetz, Dr A. Tobler, depuis la Patagonie jusqu'au Canada. Il y a dans cette collection 185 espèces, dont 39 nouvelles, et 67 dont la distribution géographique est modifiée. Quatre genres sont nouveaux. Nous donnons la description des espèces nouvelles et quelques notes sur les espèces mal connues.

Famille **Dipluridae.**

Genre Accola Simon 1889.

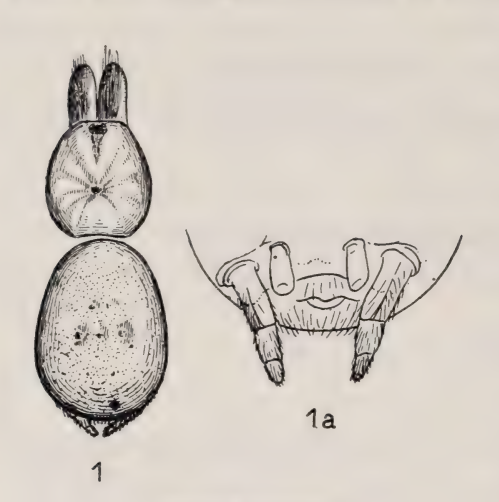
1. *Accola australis* n. sp.

(Fig. 1-1 *a*.)

♀: 6,5 mm.

Céphalothorax un peu plus long que large, avec la fossette thoracique petite, récurvée. Groupe oculaire deux fois plus large que long, les quatre yeux latéraux égaux, réniformes, contigus; les deux yeux médians occupent le milieu de l'aire oculaire et sont un peu plus petits, séparés par un intervalle égal environ aux deux tiers de leur diamètre. Pattes robustes, à fémurs fusiformes et patellas saillantes à la face postéro-inférieure. Patellas I et II

mutiques; III et IV armées de robustes épines; II pourvues d'une petite apophyse. Tibias I et II pourvus de 2-2 épines inférieures, protarses de 1-2; tibias et protarses III et IV armés de nombreuses épines courbes. Les griffes supérieures pourvues de dents minces, longues, nombreuses; la griffe inférieure bien développée. Marge interne des chélicères munie de douze dents, dont quelques-unes plus grosses, irrégulièrement disposées entre les petites. Pièce labiale deux fois plus large que longue, à bord antérieur arrondi. Sternum presque deux fois plus long que large, dépourvu de sigilla latéraux. Filières supérieures séparées par plus de quatre fois leur diamètre, égales à la moitié de l'abdomen; segment basal plus long et plus épais que le second; le second plus long et plus épais que le distal; bord externe en échelle.



Accola australis.
Fig. 1: Face dorsale.
Fig. 1 *a*: Filières vues par dessous.

Corps et pattes jaune pâle; groupe oculaire noir entre les yeux latéraux.

Hab.: Santiago (Chili). (Coll.: Dr A. Masarey.)

Famille **Aviculariidae.**

Genre Cyriocosmus Simon 1903.

1. *Cyriocosmus nigriventris* n. sp.

(Fig. 2.)

♀: 25 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	7	9	4,2	3,8	24 mm.
II	6,5	8,5	4	3,8	22,8 »
III	6	7	4,5	3,8	21,3 »
IV	8	10	7	4,5	29,5 »

Céphalothorax peu élevé, un peu plus long que large; fossette thoracique profonde, procurvée. Groupe oculaire presque deux fois plus large que long. Yeux antérieurs en ligne droite (vue dorsale), les médians d'un tiers plus gros que les latéraux, les quatre yeux séparés par un intervalle plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs en ligne légèrement récurvée, les médians ovales, pointus, contigus aux latéraux. Labium aussi long que large, garni de denticules nombreuses; hanches des pattes-mâchoires pourvues d'une aire spinuleuse très dense et de quelques spinules éparses.



Fig. 2.
Cyriocosmus nigriventris.
Face dorsale.

Pattes: tibias I mutiques et protarses avec des scopulas atteignant la base et armés de 1-1 épines inférieures; tibias II avec une épine inférieure interne et protarses avec des scopulas dans la moitié distale, armés de 1-1-1-2 épines inférieures; tibias III avec 2-1-2 épines inférieures et 1 latérale, protarses avec 1-2-3 épines inférieures et 1-1 latérales et avec des scopulas dans le tiers apical; tibias IV avec 2-2 épines inférieures et 1-1 latérales, protarses sans scopulas, avec 2-1-3 épines inférieures et 1-1-1 latérales; scopulas des tarses III et IV divisées.

Céphalothorax fauve foncé, garni d'une courte pubescence soyeuse noire et d'une bande longitudinale marginale de poils soyeux plus longs, blanchâtres. Chélicères, pattes-mâchoires et pattes fauve foncé. Sternum et hanches d'un brun sombre, garnis d'une courte pubescence couchée, murine, et pourvus de nombreuses soies noires dressées. Abdomen noir velouté, avec de longs poils roses, incurvés et inclinés en arrière, présentant deux taches médianes et dix taches latérales rouge brique; région ventrale noire, veloutée et ornée de quatre taches rouge brique, deux à côté des filières et deux un peu en arrière des plaques pulmonaires.

Hab.: Prov. Falcon (Venezuela). (Coll.: Dr H.-G. Kugler).

2. *Cyriocosmus semifasciatus* n. sp.

(Fig. 3.)

♂: 12 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	4	5,5	2,8	2	14,3 mm.
II	4	4,5	2,3	2	12,8 »
III	3,5	3,5	2,5	2,5	12 »
IV	4,2	5,2	4	2,5	15,9 »

Céphalothorax, yeux et pièce labiale comme chez *C. nigriventris*. Sternum presque circulaire; les sigilla postérieurs séparés de la marge par un intervalle plus grand que leur diamètre. Marge interne des chélicères avec 8 dents robustes égales, le sillon garni de deux séries de granulations dans la région basale. Les filières plus longues que la moitié de l'abdomen.



Fig. 3.
Cyriocosmus semifasciatus.
Face dorsale.

Pattes: tibias antérieurs robustes, avec 1-1-1 épines inférieures et pourvus de deux éperons apicaux: l'externe plus long, courbé, armé de quatre dents arrondies et d'une épine basale externe; protarses courbes et qui se fléchissent entre les éperons des tibias, sont garnis de scopulas sur leur moitié apicale et armés d'une robuste épine apicale inférieure. Les tibias II avec 1-1-2 épines inférieures et une sous-apicale antérieure; les protarses droits, avec des scopulas sur la moitié distale et avec 1-1 épines inférieures. Les épines des protarses III et IV verticillées. Les fémurs III fusiformes et les protarses IV courbés.

Pattes-mâchoires: tibia avec une épine interne et un processus mamillaire externe, armé d'un rastellum très dense; tarse avec un rastellum basal semblable; bulbe avec deux styles, l'externe beaucoup plus long, courbé en spirale.

Céphalothorax acajou, avec un grand triangle noirâtre, qui va de la fossette thoracique jusqu'au bord antérieur; face dorsale des chélicères presque noire et face ventrale acajou, avec une

série de longs poils roses. Sternum, pièce labiale et hanches acajou; pattes brun-foncé. Abdomen velouté: face ventrale et filières testacées; face dorsale noire, avec une grande tache cordiforme rose et, de chaque côté, quatre bandes obliques, testacées, terminées en pointe un peu en dehors de la tache dorsale, élargies vers la face ventrale. Pattes garnies de longs poils rouges.

Hab.: I. Trinité. (Coll.: Dr A. Tobler.)

Genre Lasiodora C. Koch 1850.

1. *Lasiodora saeva* (Walck.) 1837.

Syn.: *Mygale saeva*. Walckenaer, Ins. Apt., vol. I, p. 222. 1837.

Nous avons rencontré une espèce de *Lasiodora* qui correspond à la description un peu sommaire de Walckenaer, recueillie par Moesch dans l'Uruguay.

Genre Phormictopus Pocock 1901.

1. *Phormictopus oculatus* (Nicolet) 1849.

Syn.: *Mygale oculata*. Nicolet, in Gay: Hist. de Chile, vol. III, p. 331, pl. I, fig. 1.

La présence des deux taches sombres, si caractéristiques, de l'abdomen m'a permis d'identifier le *Phormictopus* recueilli par le Dr A. Masarey au Chili avec la *Mygale oculata* de Nicolet.

Famille **Barychelidae.**

Genre Diplothelopsis Tullgren 1905.

1. *Diplothelopsis canescens* n. sp.

(Fig. 4-4 *a*.)

♂: 20 mm.

Pattes	Fémur	Tibia + patella	Protarse	Tarse	Total
I	8,5	9	8	5	30,5 mm.
II	8	9	8	5	30 »
III	8	8	10	6	32 »
IV	9	10,5	11,5	6,5	37,5 »

Céphalothorax peu élevé, presque aussi large que long, à fossette thoracique profonde, récurvée, avec deux sillons rayonnants bien accentués. Mamelon oculaire un peu plus large que long; ligne des yeux antérieurs très récurvée, les yeux égaux, les médians séparés par un intervalle environ égal à leur diamètre et un peu plus éloignés des latéraux. Yeux postérieurs en ligne procurvée, les médians d'un tiers plus petits que les latéraux, auxquels ils sont contigus. Le râteau des chélicères formé de nombreuses épines faibles, cachées entre les poils; marge interne du sillon avec 7 dents, dont les cinq distales robustes, suivies d'une toute petite et d'une basale médiocre; sillon pourvu d'une série de petites granulations. Pièce labiale plus large que longue, mutique. Hanches des palpes-mâchoires mutiques, avec un processus saillant. Sternum presque circulaire, avec trois paires de sigilla latéraux: les antérieurs à peu près marginaux, circulaires; les médians linéaires; séparés de la marge par un intervalle égal à leur diamètre; les postérieurs elliptiques, bien plus gros que les antérieurs et séparés du bord par un intervalle presque deux fois plus grand que leur diamètre. Deux filières coniques: le segment basal plus long que le second et celui-ci plus long que le distal, qui mesure environ la moitié du basal. Tubercule anal environ de la même longueur que le segment distal des filières.



Fig. 4.
Diplothelopsis canescens.
Face dorsale.



Fig. 4 *a*.
Diplothelopsis canescens.
Patte-mâchoire (face latérale).

Pattes très épineuses, des épines verticillées sur les tibias et protarses; tarses flexueux, avec des scopulas denses; protarses présentant de petites scopulas apicales. Abdomen ovale court. Tibia I du mâle sans éperons; protarse courbé. Tibia des pattes-mâchoires du mâle fusiforme, avec deux

épines apicales internes; bulbe pourvu d'un style grêle, recourbé en S.

Céphalothorax et pattes acajou, revêtus de poils soyeux, murins. Abdomen marron, avec une pubescence grisâtre; région dorsale garnie de nombreuses soies; téguments présentant un abondant pointillé pâle.

Hab.: Camarones (Patagonie). (Coll.: RIEDTMANN.)

Famille **Pisauridae.**

Genre STABERIUS Simon 1898.

1. *Staberius argenteonotatus* Simon.

(Ann. Soc. entom. Belgique, 1898, vol. XLII, p. 16.)
(Fig. 5, 6, 6 *a*.)



Staberius argenteonotatus.

FIG. 5: Face dorsale.
FIG. 6: Patte-mâchoire du mâle (face latérale).
FIG. 6 *a*: Patte-mâchoire du mâle (face ventrale).

Ce curieux Pisauride, dont le facies est tout à fait celui d'un Oxyopide, et décrit par SIMON du Pérou, est très commun au Paraguay. Nous donnons ici des figures de la région dorsale et de la patte-mâchoire du ♂.

Famille **Lycosidae.**

Genre Lycosa Latreille 1804.

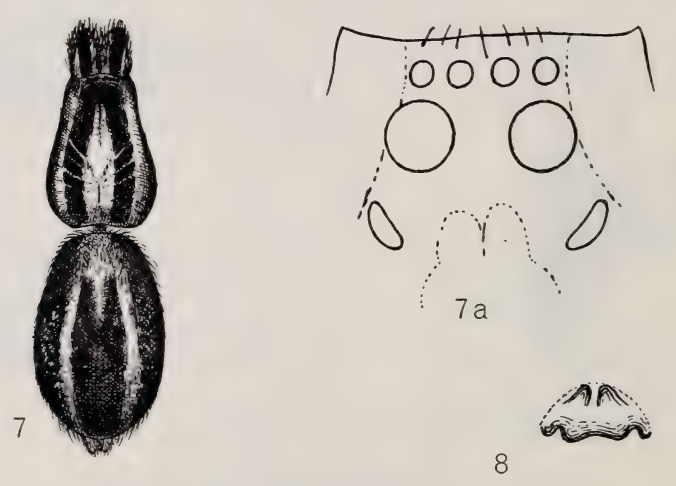
1. *Lycosa bivittata* n. sp.

(Fig. 7-8.)

♀: 9 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	2,5	3,2	1,8	1,5	9 mm.
II	?	?	?	?	?
III	?	?	?	?	?
IV	3,2	4	2,5	1,7	11,4 »

Yeux antérieurs équidistants, séparés par un intervalle égal à leur diamètre, disposés en ligne procurvée. Bandeau deux fois plus



Lycosa bivittata.
Fig. 7: Face dorsale. — Fig. 7 *a*: Aire oculaire. — Fig. 8: Epigyne.

haut que les yeux antérieurs. Aire des yeux postérieurs aussi longue que large. Marge inférieure des chélicères armée de trois dents égales; la marge supérieure avec trois dents, dont la médiane beaucoup plus robuste. Pièce labiale plus longue que large. Sternum un peu plus long que large. Tibias et protarses I et II avec 2-2-2

épines inférieures, tibias avec une petite épine antérieure, tarses scopulés et protarses pourvus de petites scopulas au cinquième distal. Filières postérieures plus longues et plus grêles que les antérieures.

Céphalothorax garni de quelques poils soyeux blancs sur la région céphalique et orné de trois bandes testacées et de quatre bandes marron foncé; les bandes marginales très étroites. Le bandeau est marron foncé au milieu et testacé de chaque côté, les chélicères jaune paille, avec une large bande longitudinale marron. Les pattes et pattes-mâchoires sont jaune paille. Sternum, pièce labiale et hanches crème, sternum pourvu d'une tache centrale noire. Abdomen: face dorsale marron, avec deux bandes longitudinales pâles, parallèles, qui vont presque jusqu'aux filières; face ventrale testacée, blanchâtre au milieu et irrégulièrement mouchetée de sombre sur les côtés. Epigyne fauve pâle.

Hab.: Camarones (Patagonie). (Coll.: Dr A. Masarey.)

2. *Lycosa ternetzi* n. sp.

(Fig. 9-10.)

♀: 10,5 mm.

Pattes	Fémur	Tibia + patella	Protarse	Tarse	Total
I	3	4	2	1,7	10,7 mm.
II	3	3,5	2	1,7	10,2 »
III	2,6	3	2,2	1,5	9,3 »
IV	3,7	4,5	3	2	13,2 »

Aire des yeux dorsaux à peu près aussi longue que large, peu rétrécie en avant. Yeux antérieurs égaux, équidistants, en ligne droite. Le bandeau aussi haut que la ligne des yeux antérieurs. Région faciale trapézoïdale, beaucoup plus large que haute. Marge inférieure des chélicères armée de trois robustes dents égales; marge supérieure avec trois dents, dont la médiane est deux fois plus robuste. Tibias I avec 2-2-2 épines inférieures et 1 antérieure; protarses avec 2-2-3 inférieures et des scopulas qui atteignent la base; tibias II avec 1-1-2 épines et 1-1 soies inférieures, 1-1 épines latérales et 1 dorsale basale; protarses comme I.

Céphalothorax brun noirâtre, avec une bande médiane, en pointe de flèche et une ligne mal définie de chaque côté; région céphalique

presque noire. Pattes brunes, ornées d'anneaux sombres indistincts. Abdomen brun foncé, présentant trois taches pâles de chaque côté



Lycosa ternetzi.
Fig. 9: Aire oculaire. — Fig. 10: Epigyne.

de la bande médiane, qui est peu nette; face ventrale sombre, avec un pointillé blanc indistinct. Sternum, pièce labiale et lames-maxillaires bruns.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

3. *Lycosa schenkeli* n. sp.

(Fig. 11 à 13.)

♂: 11 mm.

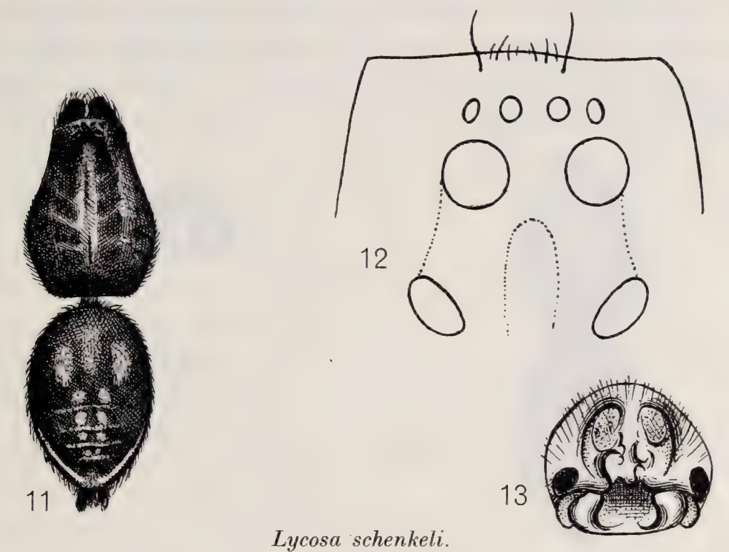
Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	5	4,6	3	1,7	13,3 mm.
II	4	4,6	3	1,7	13,3 »
III	3,8	4,4	3,2	1,8	13,2 »
IV	5	5,8	5	2,1	17,9 »

♀: 10,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	4,2	5	3,6	2	14,8 mm.
II	4,2	5	3,6	2	14,8 »
III	4	5	4,1	2	15,1 »
IV	5	6,2	5,6	2,5	19,3 »

Aire des yeux dorsaux aussi longue que large, un peu plus étroite en avant. Yeux antérieurs égaux, en ligne procurvée, les médians séparés par un intervalle égal à leur diamètre et contigus aux latéraux. Bandeau plus haut que la ligne des yeux antérieurs. Marge des chélicères armée comme chez les espèces précédentes.

Tibias I et II avec 2-2-2 épines inférieures et 1-1 antérieures; protarses avec 2-2-3 épines inférieures. Téguments garnis de longs poils plumeux.



Lycosa schenkeli.

Fig. 11: Face dorsale. — Fig. 12: Aire oculaire. — Fig. 13: Epigyne.

Céphalothorax fauve pâle, avec une bande médiane de poils couchés, blancs, et une étroite bande marginale de poils semblables. Chélicères fauves; pattes brun jaunâtre, épines fauves. Sternum, pièce labiale, lames-maxillaires et hanches comme les pattes. Abdomen: face dorsale brun foncé, avec quatre paires de taches pâles et des lignes transversales de poils blancs qui forment une tache plus grosse au-dessus des filières; face ventrale brun jaunâtre, réticulée de blanc.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

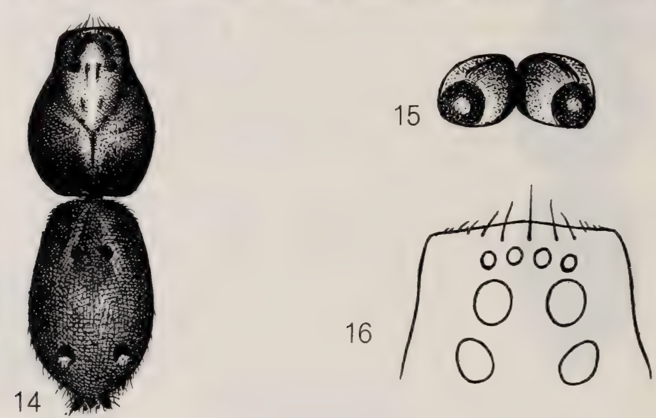
4. *Lycosa tetrophthalma* n. sp.

(Fig. 14 à 16.)

♀: 16 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	5,5	7	4,5	2,8	19,8 mm.
II	5,5	7	4,5	2,8	19,8 »
III	5	6	4,5	2,5	18 »
IV	6,5	8	7	3,5	25 »

Aire des yeux dorsaux plus large que longue, beaucoup plus étroite en avant, les yeux cerclés de poils blancs. Yeux antérieurs égaux, équidistants, en ligne droite. Bandeau un peu plus haut que la ligne des yeux antérieurs, garni d'une série de soies dirigées en avant et formant un angle très obtus. Chélicères comme chez les autres espèces. Tibias et protarses I et II comme chez *Lycosa schenkeli*. Filières supérieures bien plus grêles que les inférieures.



Lycosa tetrophthalma.
Fig. 14: Face dorsale. — Fig. 15: Epigyne. — Fig. 16: Aire oculaire.

Céphalothorax brun foncé, avec une bande médiane pâle. Chélicères fauves. Pattes, pièces buccales et hanches brunes. Sternum brun pâle, avec une étroite bande médiane noire. Abdomen: face dorsale brun olivâtre, avec quatre grosses taches, formées par des poils courts d'un rouge vineux, les deux taches postérieures plus larges et contiguës à deux autres taches de même grosseur, blanches.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

5. *Lycosa guayaquiliana* n. sp.

(Fig. 17.)

♀: 11 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	4	5,2	3	2	14,2 mm.
II	4	5	3	2	14 »
III	3,6	4,3	3	2	12,9 »
IV	5	6	5	2,5	18,5 »

Aire des yeux dorsaux aussi longue que large, un peu plus étroite en avant. Yeux antérieurs égaux, équidistants, en ligne légèrement procurvée. Bandeau plus bas que la ligne des yeux antérieurs, pourvu de quatre soies, dirigées en avant. Pattes comme chez *Lycosa ternetzi.*

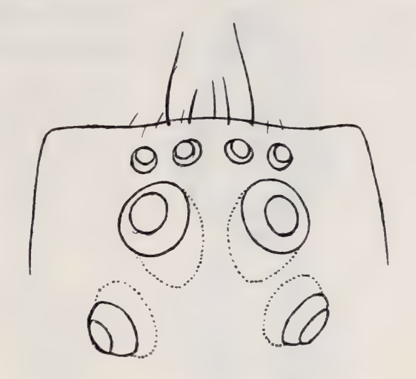


FIG. 17. — *Lycosa guayaquiliana.* Aire oculaire.

Céphalothorax brun pâle, avec une bande médiane indistincte, les yeux cerclés de noir. Pattes brun pâle, tachetées de sombre. Sternum, pièce labiale, lames-maxillaires et hanches des pattes jaune pâle. Abdomen : face dorsale brun-noir, avec deux taches circulaires blanchâtres vers le tiers postérieur; face ventrale testacée, mouchetée de noir sur les côtés.

Hab.: Guayaquil (Equateur). (Coll.: Dr A. MASAREY.)

Genre PIRATA Sundevall 1833.

1. *Pirata ternetzi* n. sp.

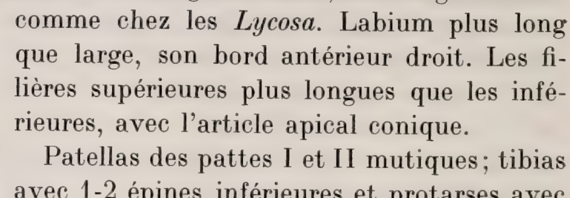
(Fig. 18-19.)

♀: 7,5 mm.

Pattes	Fémur	Tibia + patella	Protarse	Tarse	Total
I	3	3,6	2,5	1,1	10,2 mm.
II	2,8	3,2	2,4	1,1	9,5 »
III	2,6	3	2,5	1,1	9,2 »
IV	3	4,2	3,5	1,3	12 »

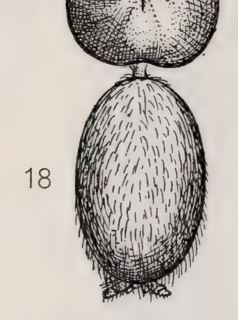
Céphalothorax plus élevé et brusquement rétréci en avant; le sillon thoracique long et profond. Aire des yeux dorsaux plus large que longue, occupant un peu plus du tiers de la largeur de la région céphalique. Région faciale peu élevée, avec les côtés obliques, presque deux fois plus large que haute, la rangée des yeux antérieurs subcontiguë aux yeux médians postérieurs. Yeux antérieurs en ligne récurvée, les médians presque deux fois plus gros que les latéraux. Bandeau aussi haut que la rangée des yeux antérieurs. Chélicères

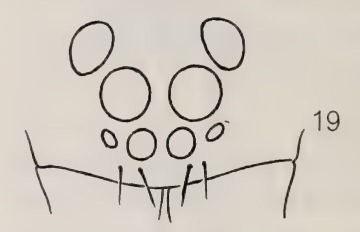
plus longues que la hauteur de la région faciale, les marges armées



comme chez les *Lycosa*. Labium plus long que large, son bord antérieur droit. Les filières supérieures plus longues que les inférieures, avec l'article apical conique.

Patellas des pattes I et II mutiques; tibias avec 1-2 épines inférieures et protarses avec 2-2-2 inférieures et 1 antérieure. Patellas III





Pirata ternetzi.
Fig. 18: Face dorsale. — Fig. 19: Aire oculaire.

et IV avec 2-1 épines dorsales; les tibias et les protarses armés de nombreuses épines, celles des tibias plus faibles.

Araignée entièrement jaune paille, concolore; sillon thoracique fauve; épines brun foncé. Les pattes sont revêtues de poils longs, touffus.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre Pardosa C. Koch 1848.

1. *Pardosa masareyi* n. sp.

(Fig. 20 à 22.)

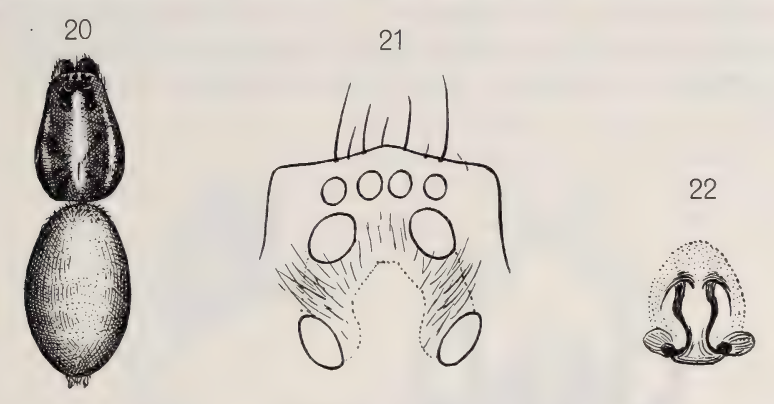
♀: 11 mm.

Pattes	Fémur	Tibia + patella	Protarse	Tarse	Total
I	4	4,5	2,5	2	13 mm.
II	3,5	4,2	2,5	2	12,2 »
III	3	3,6	3	1,7	11,3 »
IV	4,5	5,5	5,2	2,3	17,5 »

Aire des yeux dorsaux aussi longue que large. Yeux antérieurs équidistants, en ligne procurvée, les médians plus gros. Bandeau large, bien plus haut que la ligne des yeux antérieurs. Marges des chélicères armées de trois dents.

Tibias I et II avec 2-2-2 épines inférieures et 1-1 antérieures; protarses avec 2-2-2 inférieures et 1 antérieure.

Céphalothorax brun foncé, orné de trois bandes pâles et de grosses taches noires entre les yeux dorsaux. Sternum brun, avec



Pardosa masareyi.
Fig. 20: Face dorsale. — Fig. 21: Aire oculaire. — Fig. 22: Epigyne.

deux bandes noires. Les pattes, pattes-mâchoires, hanches, pièce labiale et lames-maxillaires brunes. Abdomen: face dorsale marron pâle, avec trois lignes recourbées de points pâles au tiers moyen et les côtés irrégulièrement pointillés de jaunâtre; face ventrale brune, rembrunie sur les côtés et ornée de deux séries de petits points fauves.

Hab.: Guayaquil (Equateur). (Coll.: Dr A. Masarey.)

Famille **Agelenidae.**

Genre Rubrius Simon 1887.

1. *Rubrius enigmaticus* n. sp.

(Fig. 23 à 25.)

♂: 12,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	5,5	5,5	4	3	18 mm.
II	5	5	4	3	17 »
III	5	5	4	3	17 »
IV	6	6	6,2	3,8	22 »

Région céphalique du céphalothorax fortement convexe, les lignes oculaires n'occupant que le tiers médian. Yeux postérieurs égaux, en ligne légèrement récurvée, les médians séparés l'un de l'autre par un intervalle égal environ à leur diamètre et des latéraux par un intervalle trois fois plus grand. Yeux antérieurs égaux, en ligne procurvée, les médians séparés par un intervalle égal à leur diamètre et contigus aux latéraux. Aire des yeux médians parallèle, plus

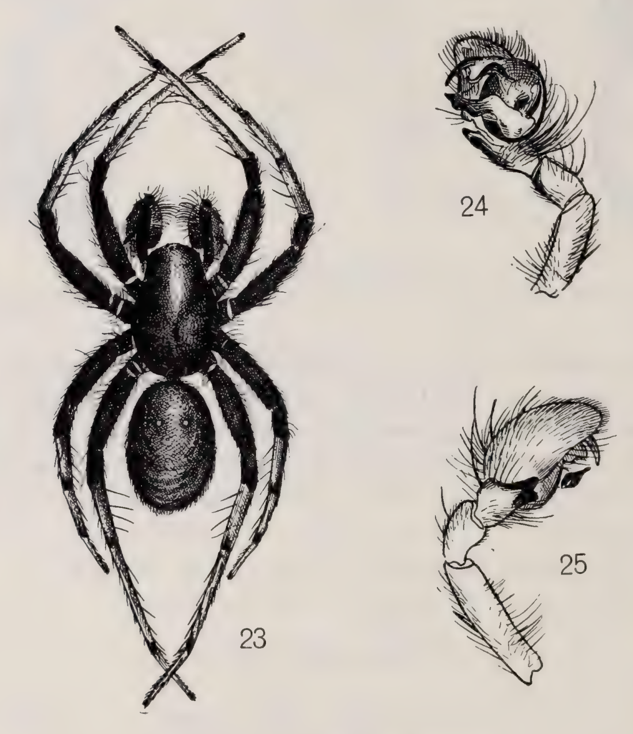


Fig. 23. — *Rubrius enigmaticus*.
Fig. 24: Patte-mâchoire (face ventrale). — Fig. 25: Face latérale.

longue que large, les yeux antérieurs plus gros. Chélicères robustes, unies à la base; marge supérieure pourvue de deux dents et marge inférieure d'une seule. Lames-maxillaires inclinées, régulièrement rétrécies vers l'extrémité, qui est arrondie et garnie de scopulas denses. Pattes I et III avec de nombreuses épines; celles de la

face inférieure des tibias irrégulièrement disposées en quatre séries; protarses avec 2-2-2-2 épines inférieures; tarses armés d'une petite épine médiane et de 3 ou 4 apicales. Pattes III et IV munies d'épines irrégulièrement disposées; tarses pourvus d'épines inférieures et latérales.

Céphalothorax, chélicères, palpes-maxillaires, trochanters, fémurs et patellas des pattes fauve-noir; tibias, protarses et tarses fauve pâle. Sternum fauve, pourvu de longues soies noires; pièce labiale et lames-maxillaires fauves, blanches à l'extrémité; les scopulas des lames-maxillaires sont noires et les hanches brunes. Abdomen poilu, marron, garni de séries de petits points jaunâtres, plus gros et plus visibles sur les côtés de la face ventrale.

Hab.: Camarones (Patagonie). (Coll.: Dr A. Masarey.)

Famille **Zodariidae.**

Genre Zodariops n. gen.

Céphalothorax ovale, régulièrement atténué en avant, pourvu d'un sillon thoracique long. Yeux postérieurs équidistants, en ligne procurvée, yeux médians elliptiques. Yeux antérieurs en ligne fortement procurvée, les médians noirs, rapprochés et contigus ou subcontigus aux latéraux. Aire des yeux médians plus longue que large, parallèle. Chélicères mutiques, la marge inférieure pourvue d'un petit lobe. Pièce labiale plus longue que large, à bord apical droit. Lames-maxillaires peu inclinées, arrondies à l'extrémité. Sternum terminé en pointe entre les hanches IV. Tarses courbes, munis de scopulas, sans onychium et pourvus de trois griffes dont les supérieures pourvues de quatre dents robustes. Tibias et protarses armés. Filières antérieures deux fois plus épaisses et plus longues que les postérieures. Espèce unique: *Zodariops juninianus* n. sp.

Ce genre se distingue des *Zodariinae*, dont il présente les caractères, par la présence des scopulas tarsales.

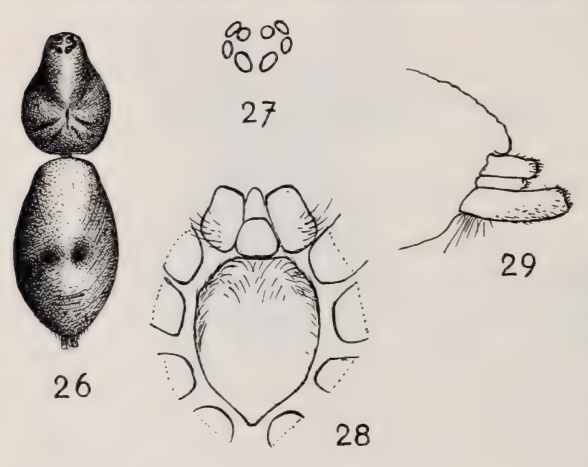
1. *Zodariops juninianus* n. sp.

(Fig. 26 à 29.)

♀: 6 mm.

Pattes	Fémur	Tibia + patella	Protarse	Tarse	Total
I	2	2,5	1,4	1,4	7,3 mm.
II	1,8	2,5	1,4	1,2	6,9 mm.
III	1,8	2,2	1,4	1,2	6,4 »
IV	2,3	3	2,5	1,5	9,3 »

Yeux postérieurs en ligne procurvée, les médians ovales transversaux, les latéraux circulaires, séparés par un intervalle égal environ à leur rayon. Yeux antérieurs en ligne fortement procurvée, les médians noirs, séparés par un intervalle égal à leur rayon, contigus aux latéraux, qui sont situés en avant des médians. Bandeau aussi haut que la ligne des yeux antérieurs.



Zodariops juninianus.

Fig. 26: Face dorsale. — Fig. 27: Yeux. — Fig. 28: Sternum et pièces buccales. — Fig. 29: Filières, vues de profil.

Tibias I armés de 2-2 épines inférieures (dans la moitié basale) et les protarses de deux épines inférieures basales ; tibias II de 2-2-2 épines inférieures et d'une latérale, sub-apicale; protarses dilatés à la base et avec deux épines, comme les antérieurs.

Araignée entièrement jaune paille, concolore ; abdomen orné d'un pinceau antérieur de poils plumeux.

Hab.: Junin (Chili). (Coll.: Dr A. Masarey.)

Famille **Theridiidae.**

Genre Steatoda Sundevall 1833.

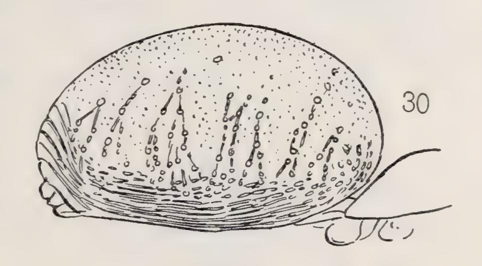
1. *Steatoda punctilineata* n. sp.

(Fig. 30-31.)

♀: 8 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	4,5	5	4,5	1,8	15,8 mm.
II	3,5	3,8	3	1,5	11,8 »
III	?	?	?	?	?
IV	4	4,5	3,5	1,2	13,2 »

Céphalothorax peu élevé, avec une petite dépression transversale, région céphalique nettement délimitée. Ligne des yeux postérieurs très légèrement procurvée, les yeux égaux, les médians séparés l'un de l'autre par un intervalle plus petit que leur diamètre et des latéraux par un intervalle plus grand. Yeux antérieurs en ligne procurvée, les médians plus petits que les latéraux, séparés par un intervalle égal à leur rayon et un peu plus éloignés des latéraux. Aire des yeux médians plus large que haute, plus étroite en avant. Bandeau plus haut que l'aire des yeux médians. Pattes mutiques.





Steatoda punctilineata.
Fig. 30 : Abdomen de profil.
Fig. 31 : Epigyne.

Céphalothorax, pattes-mâchoires et pattes acajou, les chélicères, la pièce labiale et les lames-maxillaires un peu plus sombres. Abdomen d'un beau marron brûlé et pointillé de jaune; de chaque côté, sur la face dorsale, il y a plusieurs lignes pâles, courbées, à convexité dorsale, légèrement inclinées en avant et en haut, où il y a des points plus gros. Face ventrale avec la région épigastrique

jaune pâle, sa région postérieure semblable à la région dorsale et ornée d'une petite tache circulaire pâle, au milieu du ventre et une autre, ovale transverse, un peu en arrière; il y a aussi deux lignes jaunes presque parallèles et, autour des filières, un anneau de petites taches pâles. Filières brunes.

Hab.: Leones (Argentine). (Coll.: Bleek.)

Famille **Argiopidae.**

Genre Eustala Simon 1895.

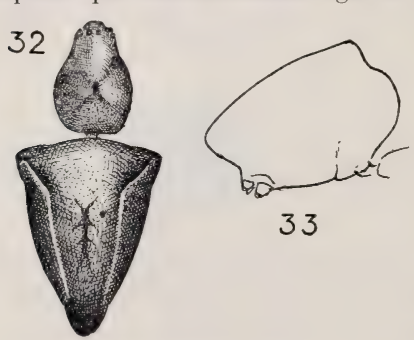
1. *Eustala isosceles* n. sp.

(Fig. 32-33.)

♀: 5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	2	2	1,1	0,7	5,8 mm.
II	1,9	1,8	1	0,6	5,3 »
III	1,2	1,1	0,6	0,4	3,3 »
IV	1,6	1,5	1	0,6	4,7 »

Ligne des yeux postérieurs légèrement récurvée, les médians séparés par un intervalle égal à leur diamètre et deux fois plus éloignés des latéraux. Yeux antérieurs équidistants, les médians plus gros que les latéraux, en ligne récurvée. Aire des yeux médians plus longue que large, deux fois plus large en avant, les yeux antérieurs plus gros. Marge inférieure des chélicères armée de trois dents et la supérieure de quatre, dont la subbasale plus robuste. Pattes courtes et robustes, pourvues de très faibles épines (deux paires aux tibias I et II) avec les fémurs mutiques.



Eustala isosceles.
Fig. 32: Face dorsale.
Fig. 33: Abdomen de profil.

Abdomen triangulaire allongé, les angles antérieurs saillants, pourvus de petits cônes.

Céphalothorax, chélicères, pattes, pattes-mâchoires, hanches, pièce labiale et lames-maxillaires bruns. Sternum marron, avec une tache jaune centrale, en raquette. Abdomen testacé; la face ventrale ornée de deux bandes longitudinales blanches, légèrement courbées; région dorsale garnie de deux lignes blanches, qui vont des cornes antérieures jusqu'au tubercule anal.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. TERNETZ.)

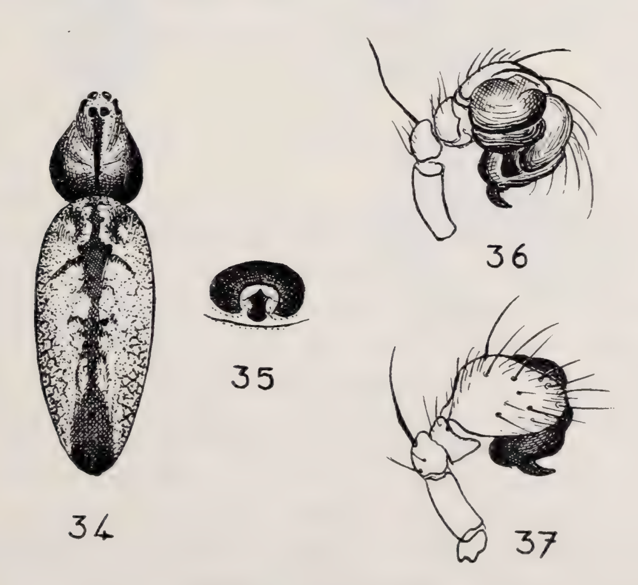
Genre MANGORA Cambridge 1889.

1. *Mangora bituberculata* n. sp.

(Fig. 34 à 37.)

♂: 4.2 mm. ♀: 6,5 mm.

Céphalothorax bas, avec le sillon thoracique longitudinal, profond, la région céphalique bien délimitée par deux sillons obliques. Ligne des yeux postérieurs fortement procurvée, les



Mangora bituberculata.

FIG. 34: Face dorsale. — FIG. 35: Epigyne. — FIG. 36: Patte-mâchoire du mâle (face externe). — FIG. 37: Patte-mâchoire du mâle (face interne).

médians plus gros, séparés l'un de l'autre d'un intervalle environ égal à leur rayon et des latéraux par un intervalle plus grand que leur diamètre. Yeux antérieurs équidistants, séparés par un intervalle environ égal à leur rayon, les médians un peu plus gros, en ligne légèrement récurvée. Aire des yeux médians plus longue que large, parallèle. Pattes armées d'épines longues et nombreuses. Abdomen cylindrique, avec deux petits tubercules antérieurs, dépassant en arrière les filières.

Céphalothorax brun, avec une large bande marron sur la région céphalique et une étroite ligne marginale noire. Pattes et pattes-mâchoires brun pâle. Pièce labiale et lames-maxillaires noirâtres, à extrémités pâles. Sternum brun. Abdomen: face dorsale blanche, coupée d'une bande longitudinale médiane brune, étroite en avant, très large dans la moitié postérieure, et d'une tache noire postérieure; face ventrale brune, ornée de deux bandes blanches, limitées par deux étroites lignes noires; flancs marbrés de blanc. Filières postérieures noires sur leur face externe et en arrière.

Quelquefois, la région dorsale de l'abdomen est ornée de deux bandes longitudinales sinueuses blanches, séparées de la bande brune médiane par deux lignes jaunes et les flancs sont olivâtres.

Hab.: Paraguay. (Coll.: D[r] Ch. TERNETZ.)

Genre PARAVERRUCOSA n. gen.

Céphalothorax plan, allongé, pourvu d'un sillon thoracique longitudinal long. Ligne des yeux postérieurs très récurvée, les médians séparés par un intervalle égal à leur diamètre et beaucoup plus gros que les latéraux. Yeux antérieurs égaux, en ligne presque droite (vue antérieure). Aire des yeux médians aussi large que longue, parallèle, les yeux égaux. Yeux latéraux contigus, les antérieurs deux fois plus gros. Chélicères en arrière des yeux latéraux. Sternum ovale, terminé en pointe entre les hanches IV. Pattes armées de robustes épines. Hanches I du mâle munies d'une petite apophyse et trochanters II marqués d'un sillon sur leur face antérieure. Tibias I sans éperon. Patella des pattes-mâchoires pourvue d'une épine apicale. Abdomen très prolongé au delà des filières, en forme de queue, dilatée en massue. Type:

1. *Paraverrucosa neglecta* n. sp.

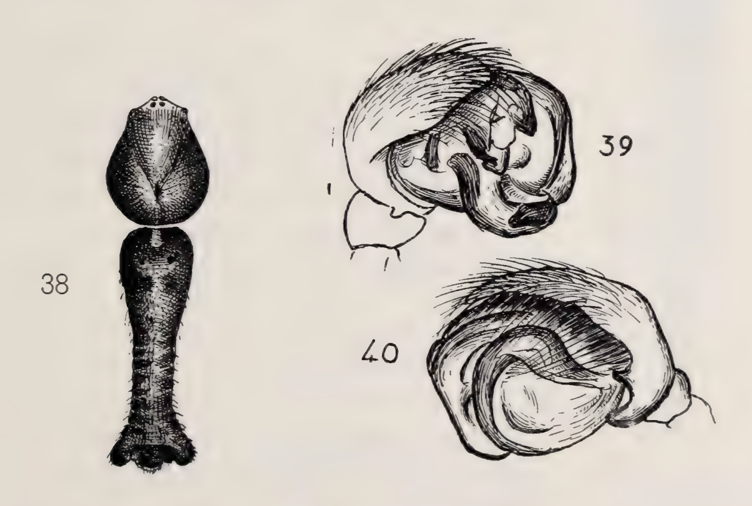
(Fig. 38 à 40.)

♂: 11,5 mm.

Abdomen: 8 mm. Région caudale: 6 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	3,5	4	1,7	0,8	10 mm.
II	3	3	1,5	0,8	8,3 »
III	2	2	0,9	0,6	5,5 »
IV	2,8	2,7	1,5	0,7	7,7 »

Pattes I: fémur avec 2-2 épines inférieures; patella avec une épine postérieure; tibia armé de sept épines inféro-internes, les quatre distales courbes, et d'une série médiane de trois faibles épines et d'un verticille apical; protarses avec deux épines inférieures. Pattes II: fémur avec une série inféro-postérieure de six épines courtes; tibia irrégulièrement épineux. Abdomen prolongé en forme de queue cylindrique, dilatée en arrière, pourvue de quatre tubercules égaux, plus longue que le reste du corps.



Paraverrucosa neglecta.
Fig. 38: Face dorsale. — Fig. 39: Patte-mâchoire (de profil).
Fig. 40: Patte-mâchoire (face ventrale).

Céphalothorax acajou pâle, avec la région céphalique jaunâtre, et révêtu de courte pubescence inclinée blanche. Les pattes plus pâles, leur face inférieure jaunâtre. Abdomen blanchâtre, avec des soies sombres, éparses.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

C'est la même espèce que Simon a figurée (*Hist. nat. des Araignées*, p. 819, fig. 868) comme *Araneus sp.* ind. du Brésil et qu'il n'a jamais décrite.

Genre Eucta Simon 1881.

1. *Eucta paraguayensis* n. sp.

(Fig. 41.)



Fig. 41. — *Eucta paraguayensis*. Face dorsale.

♀: 10 mm.

Pattes I: 19,5 mm. Pattes IV: 11 mm. Fémurs: 6-3-2-4 mm.

Céphalothorax bas. Yeux postérieurs en ligne très fortement récurvée, les médians plus gros et plus éloignés. Ligne des yeux antérieurs légèrement procurvée, les médians nettement plus gros et plus rapprochés. Aire des yeux médians plus large que longue, beaucoup plus étroite en avant. Bandeau aussi haut que les yeux médians antérieurs. Lames-maxillaires peu divergentes, arrondies. Chélicères robustes, les deux marges avec cinq dents. Abdomen filiforme, prolongé au delà des filières, qui sont situées presque au milieu de l'abdomen. Pattes antérieures beaucoup plus robustes et plus longues que les postérieures.

Céphalothorax, chélicères, pattes, pattes-mâchoires, sternum, pièce labiale, lames-maxillaires et hanches jaune paille; abdomen brun, avec un dense pointillé argenté.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre TETRAGNATHA Latreille 1804.

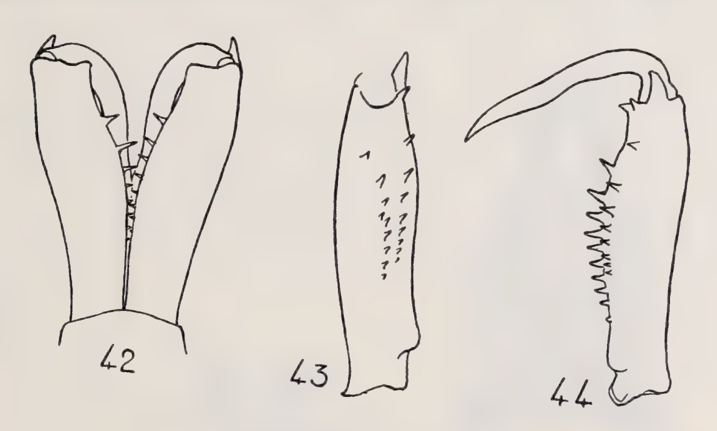
1. *Tetragnatha bemalcuei* sp. n.

(Fig. 42 à 44.)

♀: 9,5 mm. (sans les chélicères). Céphalothorax: 3 mm. Chélicères: 2,8 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	7,2	8	7,2	1,5	23,9 mm.
II	5	5	4,5	1	15,5 »
III	2,5	2	1,8	0,7	7 »
IV	5	4,2	4	1	14,2 »

Yeux postérieurs gros, égaux, équidistants (séparés par un intervalle égal à leur diamètre) en ligne récurvée. Yeux antérieurs en ligne récurvée, les médians deux fois plus gros, séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur diamètre et des latéraux par un intervalle presque double. Aire des yeux médians un peu plus longue que large, parallèle. Bandeau plus haut que les yeux antérieurs médians. Chélicères horizontales; marge supérieure armée de 11 dents qui deviennent régulièrement plus petites de la première (distale) vers la onzième (proximale) et d'une douzième près de la base du crochet; marge inférieure avec 9 dents plus petites et



Tetragnatha bemalcuei.
FIG. 42: Chélicères (face dorsale). — FIG. 43: Chélicères (face interne).
FIG. 44: Chélicères (face ventrale).

plus espacées, la première située à la base du crochet; face externe pourvue d'une robuste apophyse conique, dirigée en avant. Fémurs antérieurs (I) armés d'épines supérieures et d'une série de robustes épines antérieures. Abdomen cylindrique; filières terminales.

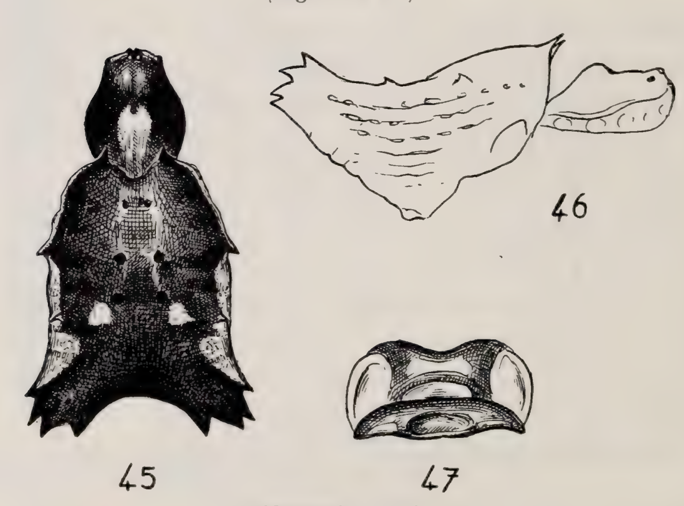
Céphalothorax brun foncé; chélicères brunes; pattes brunes avec les articulations obscurcies; sternum comme le céphalothorax; pièce labiale marron; lames-maxillaires brunes; hanches plus pâles. Abdomen: face dorsale gris sombre, orné de deux lignes sinueuses argentées; côtés argentés; face ventrale ornée d'une large bande gris sombre, de deux bandes argentées et de deux autres noires.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre Chaetacis Simon 1895.

1. *Chaetacis rouxi* n. sp.

(Fig. 45 à 47.)



Chaetacis rouxi.

Fig. 45: Face dorsale. — Fig. 46: Face latérale. — Fig. 47: Epigyne.

♀: 7,5 mm.

Céphalothorax très élevé au milieu de la région thoracique, en arrière du sillon thoracique, formant une bosse; la région céphalique beaucoup plus basse et pourvue, de chaque côté, d'une crête garnie d'une série de soies. Les yeux postérieurs disposés en

ligne très légèrement récurvée, les médians deux fois plus gros que les latéraux, séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur diamètre et des latéraux par un intervalle trois fois plus grand. Ligne des yeux antérieurs légèrement récurvée, les médians plus gros et disposés comme ceux de la ligne postérieure. Aire des yeux médians carrée, les yeux postérieurs plus gros que les antérieurs. Sternum plan, rugueux, à bords parallèles, rétréci en arrière, en pointe mousse, entre les hanches IV. Tous les fémurs mutiques, pourvus d'une série inférieure de tout petits tubercules sétigères. Abdomen poilu, un peu plus long que large, un peu dilaté en arrière, avec deux épines antérieures, dirigées en avant, deux de chaque côté (l'antérieure plus longue) et les angles postérieurs pourvus de quatre épines. Pas d'épines inférieures. Tube des filières court. Epigyne deux fois plus large que long, saillant, avec un petit scape.

Céphalothorax noirâtre, orné d'une large bande médiane marron, plus large au niveau de la région céphalique. Pattes brun foncé. Sternum presque noir. Pièce labiale et lames-maxillaires marron foncé, à extrémités pâles. Abdomen : région dorsale marron noirâtre, avec les côtés blancs entre les épines latérales antérieures et postérieures, et orné de deux taches médianes blanches, circulaires, au niveau des secondes épines latérales; face ventrale noire, avec deux bandes médianes blanches, les flancs ornés d'une bande blanche vers le tiers postérieur; face postérieure avec un triangle blanc.

Hab.: Prov. Falcon (Venezuela). (Coll.: Dr H.-G. KUGLER.)

Genre MICRATHENA Sundevall 1833.

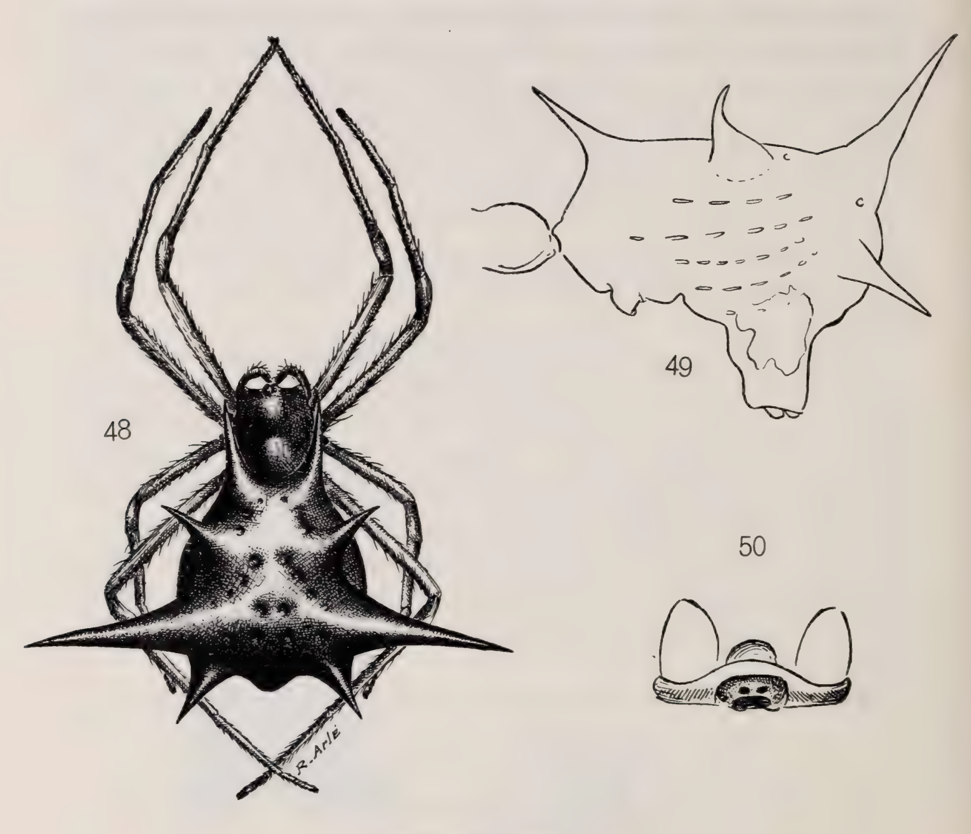
1. *Micrathena lesserti* n. sp.

(Fig. 48 à 50.)

♀: 11 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	5	4,6	3,2	1,3	14,2 mm.
II	4,8	4,5	3,2	1,3	13,8 »
III	3	2,8	2	1	8,8 »
IV	6	5	3,7	1,3	16 »

Céphalothorax plan, relativement large, avec la région céphalique bien délimitée. Ligne des yeux postérieurs plus fortement récurvée que celle des yeux antérieurs. Aire des yeux médians plus haute que large, presque parallèle, les yeux antérieurs un peu plus petits. Yeux latéraux élevés sur de petits tubercules. Sternum plan,



Micrathena lesserti.
Fig. 48. Face dorsale. — Fig. 49: Face latérale. — Fig. 50: Epigyne.

pourvu de 3-2-2-1 élévations mamillaires, saillant entre les hanches III et IV et terminé en pointe entre les hanches IV. Pattes antérieures avec les fémurs armés de 1-1 épines dorsales, d'une série inférieure de 2 épines, de 2 soies (soie-épine-épine-soie) et d'une série postérieure de tubercules sétigères; tibias présentant 2-1-2 soies inférieures et patellas une petite épine apicale. Abdomen élevé,

présentant deux robustes épines antérieures atteignant les yeux postérieurs, une robuste épine latérale, verticale, deux postérieures, divergentes, presque verticales et deux inférieures, inclinées en dehors et en bas. Tube des filières très saillant.

Céphalothorax fauve-noir, avec une étroite marge fauve. Pattes et pattes-mâchoires fauves. Sternum, pièce labiale et lames-maxillaires fauve-noir. Abdomen noir; région dorsale pourvue de quelques taches blanches à la base des épines; face ventrale ornée de deux jolies taches orangées ou rouges, trapezoïdales, de chaque côté du tube des filières.

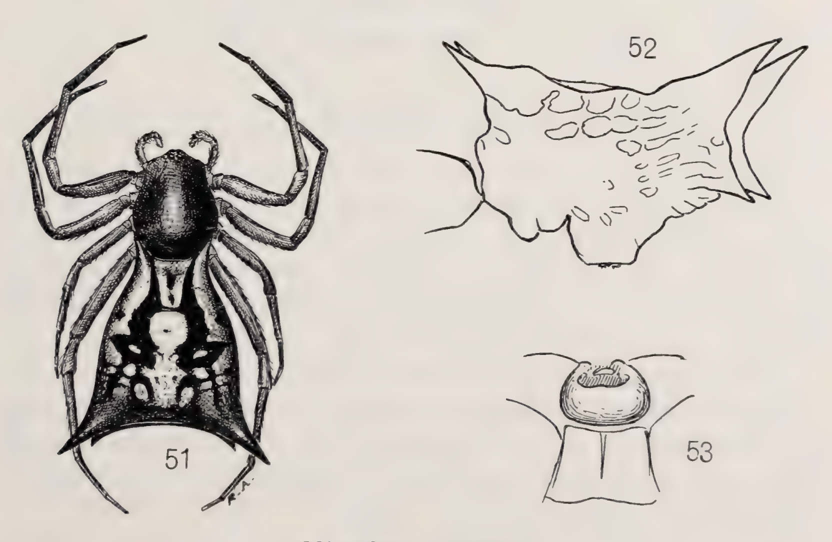
Hab.: Buenaventural (Colombie). (Coll.: Dr H. Masarey.)

2. *Micrathena schenkeli* n. sp.

(Fig. 51 à 53.)

♀: 5,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	1,6	1,8	1	0,6	5 mm.
II	1,6	1,6	1	0,5	4,7 »
III	1,3	1,1	0,8	0,4	3,6 »
IV	2,5	1,8	1,4	0,6	6,3 »



Micrathena schenkeli.
Fig. 51. Face dorsale. — Fig. 52: Face latérale. — Fig. 53: Epigyne.

Céphalothorax bas, plan, avec une fossette thoracique profonde. Ligne des yeux antérieurs moins récurvée que celle des postérieurs. Aire des yeux médians plus étroite en avant, les yeux antérieurs beaucoup plus petits. Yeux latéraux sessiles. Sternum bien convexe, bien plus étroit en arrière des hanches II et terminé en pointe entre les hanches IV. Tous les fémurs mutiques. Abdomen court, médiocrement élevé, élargi en arrière, muni de deux épines antérieures dirigées en avant de deux robustes épines postérieures, divergentes, légèrement inclinées et de deux robustes épines inférieures dirigées en bas, dépourvu d'épines latérales. Tube des filières court.

Céphalothorax, chélicères, pièce labiale, lames-maxillaires et pattes marron; le sternum un peu plus pâle. Abdomen: région dorsale blanchâtre, marbrée de noir; les épines antérieures mi-blanc, mi-noir, avec la pointe fauve; épines postérieures marron à la base et noires sur les deux tiers apicaux; face ventrale noire, avec de petites taches irrégulières blanchâtres et cinq lignes transversales blanches en arrière des filières.

Hab.: Paraguay. (Coll.: D[r] Ch. Ternetz.)

3. *Micrathena spinosa* (L.) 1758.

(Fig. 54-55.)

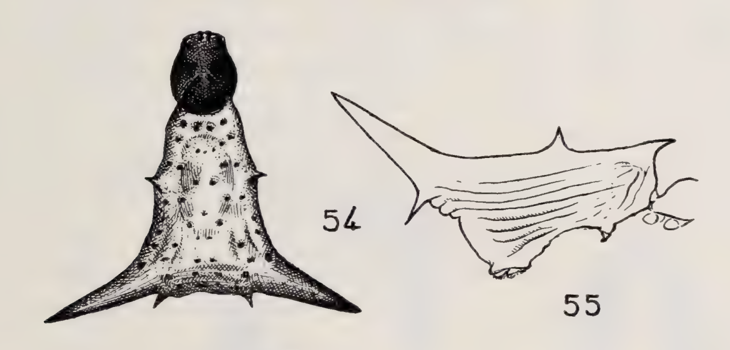
Pour la bibliographie, voir: Reimoser, Verh. Zool.-bot. Gesellsch. Wien, vol. LXVII, p. 148. 1917.

J'ai déterminé, d'après le tableau de Reimoser, comme *M. spinosa* (L.) une jolie espèce de *Micrathena* que je décris à nouveau ici. On ne connaît de cette espèce que les descriptions trop brèves de Linné, de Geer et Walckenaer. Ces deux derniers auteurs n'ont d'ailleurs pas vu l'espèce.

♀: 11,5 mm. Epines postérieures: 5 mm.

Céphalothorax plus élevé en arrière de la fossette thoracique qui est très procurvée. Stries thoraciques bien marquées: les latérales brèves, les postérieures un peu plus longues et les antérieures délimitant la région céphalique jusqu'aux bords. Aire des yeux médians parallèle, plus longue que large, les yeux antérieurs presque deux fois plus petits. Fémurs antérieurs (I) présentant 1-1-1 épines

antérieures et une série d'épines ventrales; tibias avec 2-2-2 épines inférieures courtes et robustes. Fémurs II à IV avec une série inférieure de petits tubercules sétigères. Sternum plat. Tube des filières peu élevé, ovale. Abdomen dilaté en arrière où il est armé de deux robustes épines presque transversales; il y a encore en-dessus deux épines horizontales antérieures, dirigées en avant, mais n'atteignant pas la région céphalique, et deux épines latérales (une de chaque côté) verticales, aussi robustes que les antérieures; bord postérieur ventral présentant deux épines dirigées en bas, parallèles, aussi robustes que les épines latérales et antérieures.



Micrathena spinosa.
Fig. 54: Face dorsale. — Fig. 55: Face latérale.

Céphalothorax brun foncé, avec la région céphalique et une étroite ligne marginale pâles. Pattes, pattes-mâchoires, sternum et hanches de la même teinte brun foncé, protarses et tarses des pattes brun-acajou. Chélicères fauves. Pièce labiale et lames-maxillaires avec les extrémités éclaircies. Abdomen blanchâtre; les impressions dorsales fauve foncé; les épines antérieures, latérales et ventrales fauves: les grosses épines postérieures testacées noirâtres à l'extrémité. Face ventrale testacée ornée de quatre taches blanches; région épigastrique fauve foncé, avec une bande médiane brun pâle. Epigyne fauve.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Famille **Ctenidae.**

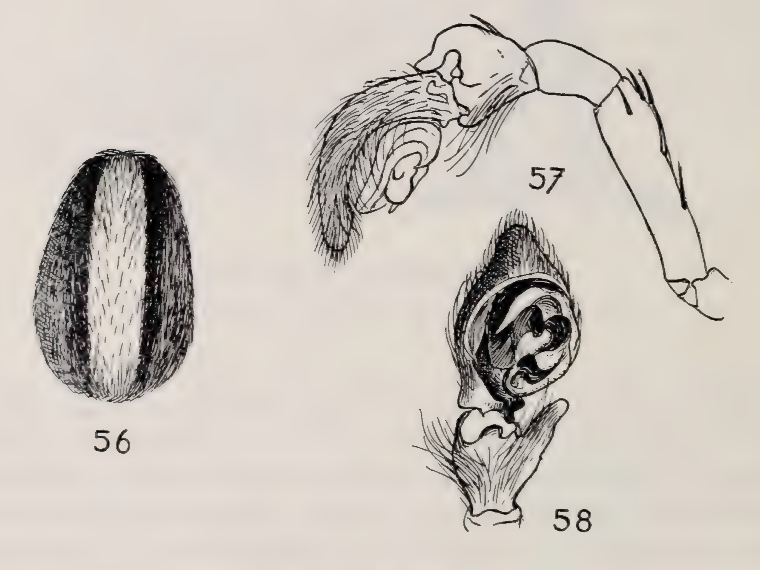
Genre Ctenus Walckenaer 1805.

1. *Ctenus albovittatus* n. sp.

(Fig. 56 à 58.)

♂: 11 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	5	6,8	4	2	17,8 mm.
II	4	5,5	3,5	1,5	14,5 »
III	4	4,8	3	1,2	13 »
IV	5,2	6,2	5,5	2	18,9 »



Ctenus albovittatus.
Fig. 56: Abdomen (face dorsale). — Fig. 57: Patte-mâchoire (face latérale).
Fig. 58: Patte-mâchoire (face ventrale).

Céphalothorax à profil dorsal droit; sillon thoracique long et profond. Deuxième ligne oculaire récurvée. Aire des yeux médians plus large que haute, bien plus large en arrière, les yeux postérieurs deux fois plus gros que les antérieurs. Bandeau aussi haut que l'aire des yeux médians. Pièce labiale aussi longue que large, atteignant

le milieu des lames-maxillaires. Marge supérieure des chélicères armée de trois dents et l'inférieure de quatre, dont la proximale plus petite. Tibias I avec 2-2-2-2-2 épines inférieures, 1-1 antérieures et une basale postérieure; protarse avec 2-2-2 robustes épines inférieures; patella avec une petite épine apicale. Tibias II avec 2-2-2-2-2 épines inférieures, 1-1 latérales et 1 dorsale; patellas et protarses comme I.

Céphalothorax brun pâle, avec une bande médiane peu nette, formée de longs poils soyeux, couchés, blancs, plus touffus au-dessus des yeux; le reste du céphalothorax revêtu de poils sombres, courts. Chélicères plus sombres avec des poils soyeux; pattes comme les chélicères; des scopulas denses à tous les tarses et aux protarses I et II. Sternum, hanches, pièce labiale et lames-maxillaires brun noirâtre, le sternum garni de petites soies rigides. Abdomen brun pâle, avec une large bande médiane crème, à bords parallèles et délimitée, de chaque côté, par une étroite bande marron sur les deux tiers antérieurs, et sur le tiers postérieur par trois paires de petites taches ovales noires; face ventrale avec un grand champ marron et quatre points blancs. Filières antérieures noirâtres.

Pattes-mâchoires; fémur avec 1-3 épines courtes, noires, dorsales; patella plus longue que large, avec une épine interne; tibia aussi long que la patella, plus large en avant que long, avec deux épines dorsales et une grosse apophyse apicale externe, anguleuse, et une autre, petite, mousse, inférieure; le tarse dilaté vers le tiers basal.

Hab.: Leones (Argentine). (Coll.: Bleek, Heitz.)

Genre Neoctenus Simon 1897

1. *Neoctenus comosus* Simon 1897

(Fig. 59.)

(*Hist. nat. Ar.*, vol. II, p. 124, fig. 122.)

Fig. 59.
Neoctenus comosus.
Epigyne.

Simon a décrit cette espèce de Fonteboa (Amazonas). Ternetz a recueilli au Paraguay une femelle dont je donne le dessin de l'épigyne (fig. 59).

Famille **Thomisidae.**

(Philodrominae.)

Genre Tibelloides n. gen.

Céphalothorax plan, bien plus long que large, avec le sillon thoracique reculé. Ligne des yeux antérieurs fortement récurvée, les yeux équidistants, les médians plus petits. Yeux latéraux antérieurs aussi éloignés des médians antérieurs que des médians postérieurs. Ligne des yeux postérieurs fortement récurvée, beaucoup plus large que l'antérieure, les yeux médians plus petits. Aire des yeux médians plus haute que large, plus étroite en avant. Bandeau oblique, aussi haut que l'aire des yeux médians. Chélicères faibles, verticales: la marge inférieure transverse, mutique; la supérieure avec deux dents. Pattes: II, I-IV, III, armées de nombreuses épines courtes et robustes. Tarses et protarses garnis de scopulas de poils spatulés; tarses égaux à la moitié des protarses. Abdomen étroit, allongé, deux fois plus long que large. Pièce labiale hexagonale, dépassant un peu le milieu des lames-maxillaires. Sternum très large en avant, terminé en pointe en arrière, entre les hanches IV. Type:

1. *Tibelloides spatuliferus* n. sp.

(Fig. 60 à 62.)

♀: 6,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	2,8	3	2	1	8,8 mm.
II	3	3,7	2,4	1,2	10,3 »
III	2,5	2,4	1,5	0,8	7,2 »
IV	2,8	3	2	1	8,8 »

60 61 62

Tibelloides spatuliferus.

Fig. 60: Face dorsale. — Fig. 61: Région oculaire. — Fig. 62: Epigyne.

Céphalothorax et pattes marron pâle, avec un pointillé fauve. Sternum, pièce labiale et lames-maxillaires testacés. Abdomen blanc réticulé de marron. Epigyne fauve.

Hab.: Paraguay. (Coll. D^r^ Ch. TERNETZ.)

Genre MISUMENOIDES F. Cambridge 1900.

1. *Misumenoides cinereus* (Nicolet) 1849.

Syn.: *Thomisus cinereus.* NICOLET in GAY, *Hist. Fis. Pol. Chile*, p. 396, 1849.

NICOLET a décrit son *Thomisus cinereus* de Valdivia. Le Dr MASAREY a recueilli en Patagonie chilienne une femelle qui correspond à la description de NICOLET, et qui est un *Misumenoides.*

2. *Misumenoides ignobilis* (Badcock) 1932.

Syn.: *Misumena ignobilis.* BADCOCK. Journ. Linn. Soc. London, Vol. XXXVIII, p. 29. 1932.

Hab.: Paraguay. (Coll.: D^r^ Ch. TERNETZ.)

Genre SYNAEMA Simon 1864.

1. *Synaema ternetzi* n. sp.

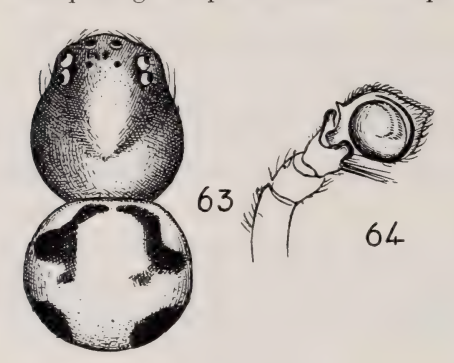
(Fig. 63-64.)

♂: 2,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	1,1	1,2	0,8	0,7	3,8 mm.
II	1,1	1,2	0,7	0,6	3,6 »
III	0,9	0,9	0,4	0,4	2,6 »
IV	1	1	0,5	0,4	2,9 »

Céphalothorax carré, avec le sillon thoracique très reculé, petit, transverse. Ligne des yeux antérieurs presque droite, les médians plus petits que les latéraux, séparés l'un de l'autre par un intervalle deux fois plus grand que leur diamètre et un peu plus éloignés des

latéraux. Ligne des yeux postérieurs légèrement récurvée, les yeux médians beaucoup plus petits, séparés l'un de l'autre par un intervalle environ six fois plus grand que leur diamètre, un peu plus rapprochés des latéraux. Yeux latéraux antérieurs bien plus gros que les latéraux postérieurs. Aire des yeux médians plus large que haute, plus large en arrière, les yeux antérieurs plus gros. Bandeau vertical, à angles saillants, recourbés sur les chélicères, plus bas que l'aire des yeux médians. Céphalothorax lisse, luisant, avec quelques longues soies. Pattes robustes; fémurs I et II plus robustes que III et IV, armés de robustes épines dorsales; patellas I et II avec une épine apicale ; tibias avec 2-2-2 épines inférieures, 1-1 latérales et 1 dorsale; protarses avec 2-1 épines inférieures et 1-1 latérales. Tarses aussi longs que les protarses. Abdomen arrondi en avant, ovale allongé, plus long que large. Pattes-mâchoires courtes; tibia et patella égaux, aussi longs que larges, le tibia pourvu de deux apophyses inférieures; tarse court, avec un bulbe circulaire, entouré d'un long style.



Synaema ternetzi.
FIG. 63: Face dorsale.
FIG. 64: Patte-mâchoire (face ventrale).

Céphalothorax et chélicères acajou; pattes I et II avec les fémurs rouges; les autres segments, les pattes III et IV, le sternum, les hanches, la pièce labiale et les lames-maxillaires acajou. Abdomen jaune; région dorsale ornée de deux grosses taches antérieures courbées, dilatées en arrière, formant un dessin en U retourné (∩) et de deux autres taches circulaires dans la moitié distale; toutes les taches rouges; face ventrale et filières jaune pâle.

Hab.: Paraguay. (Col.: Dr Ch. TERNETZ.)

Famille **Drassidae.**

Genre Drassodes Westring 1851.

1. *Drassodes rouxi* n. sp.

(Fig. 65.)

♀: 13 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	3,5	5	2,2	1,5	12,2 mm.
II	3,5	5	2,2	1,5	12,2 »
III	3,4	4	2,5	1,5	11,4 »
IV	4,1	5,4	3,8	1,5	14,8 »

Céphalothorax bas, peu convexe, peu rétréci en avant, avec le sillon thoracique long et profond. Yeux postérieurs en ligne légèrement procurvée, les médians plus petits, séparés l'un de l'autre par un intervalle deux fois environ plus grand que leur diamètre et des latéraux par un intervalle presque deux fois plus grand. Ligne des yeux antérieurs nettement procurvée, les yeux médians deux fois plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle égal à leur diamètre et plus rapprochés des latéraux. Aire des yeux médians plus longue que large, un peu plus large en avant, les yeux antérieurs trois fois plus gros que les postérieurs. Marge supérieure des chélicères armée de trois dents, la médiane beaucoup plus robuste; marge inférieure avec deux dents bien séparées. Pièce labiale presque parallèle, deux fois plus longue que large, dépassant le tiers apical des lames. Sternum à bords sinueux, dépassant en avant les hanches antérieures (I). Les filières inférieures séparées par un intervalle plus grand que leur diamètre. Tibias I avec 1-2-2 épines inférieures courtes et des scopulas sur le tiers apical; protarses garnis de scopulas denses et munis d'une épine inférieure basale. Tibias II sans scopulas, avec 2-2-2 épines inférieures; protarses avec deux épines inférieures basales; tibias et protarses III



Fig. 65. *Drassodes rouxi.* Epigyne.

et IV avec trois verticilles d'épines, ceux des pattes IV plus robustes.

Céphalothorax, chélicères, pattes-mâchoires, pièce labiale, lames-maxillaires, hanches et pattes acajou. Abdomen brun-noir, avec un pinceau antérieur de poils sombres.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Famille **Clubionidae.**

Genre Ceto Simon 1874.

1. *Ceto quadriocellata* n. sp.

(Fig. 66 à 69.)

♂: 5,2 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	2,5	3	1,5	1,2	8,2 mm.
II	2	2,5	1,4	1	6,9 »
III	1,5	2	1,2	0,8	5,5 »
IV	2,1	2,5	2	1	7,6 »

♀: 8,5 mm.

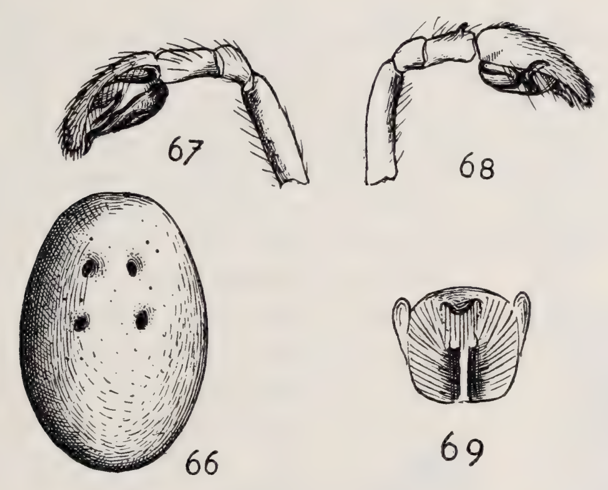
I	2,8	3,5	1,7	1,2	9,2 mm.
II	2,6	3	1,7	1	8,3 »
III	2	2,5	1,5	1	7 »
IV	3	3,5	2,5	1,2	10,2 »

Céphalothorax élevé en avant, revêtu d'un dense duvet pâle, soyeux. Ligne des yeux postérieurs bien récurvée, les médians plus petits et plus séparés l'un de l'autre que des latéraux (deux diamètres). Les yeux antérieurs à peu près égaux, en ligne légèrement procurvée. Aire des yeux médians plus longue que large, plus large en arrière, les yeux antérieurs plus gros. Bandeau plus haut que l'aire des yeux médians. Chélicères avec trois dents sur la marge supérieure et trois, plus robustes, sur la marge inférieure. Pièce labiale plus longue que large, dépassant le milieu des lames. Sternum rugueux, avec de longs poils inclinés en dedans. Pattes I et II avec le tibia armé d'une petite épine subapicale inférieure; le protarse avec des scopulas et la face inférieure armée de cinq

épines antérieures et de quatre postérieures, qui ne forment pas des paires; tarses avec trois épines antérieures et quatre postérieures. Pattes III et IV mutiques; les scopulas des protarses apicales.

Epigyne à peu près carré, pourvu de deux crêtes, qui forment un dessin piriforme.

Pattes-mâchoires du mâle courtes; patella aussi longue que large; tibia plus long que large, sa face inférieure plumeuse et armée



Ceto quadriocellata.

Fig. 66: Abdomen (face dorsale). — Fig. 67: Patte-mâchoire du mâle (vue ventrale). — Fig. 68: Patte-mâchoire du mâle (vue latérale). Fig. 69: Epigyne.

d'une apophyse apicale, courbée en griffe; tarse plus court que patella + tibia.

Céphalothorax fauve-noirâtre, ainsi que les chélicères. Sternum, pièce labiale, lames-maxillaires, hanches et moitié basale des tibias I fauve obscur; les trois quarts des fémurs I fauve noirâtre; pattes-mâchoires, protarses et tarses I, hanches et pattes II à IV jaunâtres. Abdomen: région dorsale marron pâle, avec quatre points circulaires fauve-sombre, cerclés de poils blanchâtres; face ventrale marron-pâle, avec quatre séries de points fauves. Filières jaunes.

Hab.: Rio Lindo (Paraguay). (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre Corinna C. Koch 1842.

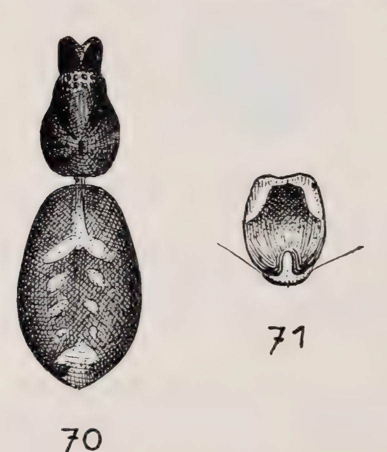
1. *Corinna vertebrata* n. sp.

(Fig. 70-71.)

♀: 6,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	2	2,5	1,5	1,3	7,3 mm.
II	1,8	2,2	1,3	1,2	6,5 »
III	1,7	2	1,5	1,2	6,3 »
IV	2,2	2,7	2,2	1,3	8,4 »

Céphalothorax médiocrement élevé; région céphalique convexe et sillon thoracique long. Yeux postérieurs presque équidistants, les médians légèrement plus petits, en ligne bien procurvée. Yeux antérieurs équidistants, séparés par un intervalle égal à leur rayon, les médians plus gros et formant une ligne procurvée. Aire des yeux médians légèrement plus longue que large, plus étroite en avant, les yeux antérieurs plus gros. Chélicères médiocrement convexes, marge inférieure armée de cinq petites dents égales. Tibias I avec 2-2-2-2-2-2 épines inférieures et sans épines latérales; protarses avec 2-2 épines; tibias II avec 2-2-2-2-2 épines inférieures.



Corinna vertebrata.
Fig. 70: Face dorsale.
Fig. 71: Epigyne.

Céphalothorax et chélicères fauve sombre. Sternum fauve pâle, cerclé de sombre; pièces labiale et lames-maxillaires comme le céphalothorax. Pattes jaune paille. Abdomen; dos marron pâle, orné, dans la moitié antérieure, d'un Y renversé (⅄) testacé, suivi de trois paires de taches obliques et un dessin médian en double pointe de flèche; face ventrale grise, avec deux taches noires, formant un V en avant des filières, qui sont jaune paille.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Famille **Salticidae.**

Genre Cotinusa Simon 1900

1. *Cotinusa melanura* n. sp.

(Fig. 72.)

♀: 3,5 mm.

Céphalothorax bas, allongé, parallèle; sillon thoracique petit, aussi éloigné des yeux postérieurs que du bord postérieur. Aire oculaire plus large que longue; yeux II aussi séparés des yeux postérieurs que des latéraux antérieurs. Yeux antérieurs en ligne droite, les médians trois fois plus gros. Bandeau très incliné, presque aussi large que le diamètre des yeux médians antérieurs. Chélicères verticales, situées en arrière du plan des yeux latéraux antérieurs. Sternum plus étroit en avant que la pièce labiale. Pattes antérieures beaucoup plus robustes que les autres, avec les tibias armés de deux épines apicales et les protarses de deux autres, plus longues. Pattes III et IV mutiques. Abdomen plan, très aplati et allongé; filières horizontales, les supérieures plus longues et plus grêles.

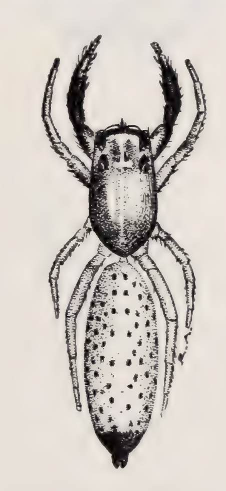


Fig. 72.
Cotinusa melanura.
Face dorsale.

Céphalothorax brun, avec la région médiane testacée, les yeux cerclés de noir; les yeux II et les latéraux antérieurs sur une tache orangée, les yeux II cerclés de marron. Chélicères brun pâle. Les pattes antérieures avec les fémurs et patellas brun foncé, les tibias et la base des protarses marron, le reste des protarses et les tarses jaune paille. Les autres pattes jaune paille, ainsi que le sternum, les hanches, la pièce labiale et les lames-maxillaires. Abdomen testacé en dessus, densément pointillé de noirâtre et taché de noir au bord postérieur; face ventrale jaune pâle, noire à l'extrémité postérieure. Filières noires.

Hab.: Riolindo (Paraguay). (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre Avitus Peckham 1896.

1. *Avitus castaneonotatus* n. sp.

(Fig. 73.)

♀: 8,5 mm.

Céphalothorax élevé, avec une dépression latérale en arrière des yeux postérieurs, formant deux saillies arrondies avant la déclivité thoracique. Entre les saillies, le sillon thoracique court. Aire oculaire beaucoup plus large que longue, parallèle. Yeux II deux fois plus éloignés des yeux III que des antérieurs. Ligne des yeux antérieurs légèrement récurvée, les médians trois fois plus gros que les latéraux; bandeau à peu près nul, avec des poils soyeux blancs, formant une frange. Les pattes antérieures plus robustes: tibias avec 2-2-2 épines inférieures, les antérieures plus longues, légèrement courbées, les postérieures plus courtes, éloignées de l'extrémité apicale; protarses avec deux épines inférieures courtes. Tibias II à IV avec 2-2 épines inférieures ; protarses II comme I; protarses III et IV avec un verticille apical de quatre épines.



Fig. 73.
Avitus castaneonotatus.
Epigyne.

Céphalothorax fauve sombre, garni de petites écailles fusiformes blanches, nombreuses, et de quelques écailles roses, à reflets métalliques. Pattes-mâchoires, pattes, chélicères, hanches, pièce labiale et lames-maxillaires fauve obscur. Abdomen brun pâle en dessus, avec une bande marginale de poils blancs, la région antérieure ornée d'écailles roses métalliques serrées; deux bandes longitudinales médianes marron, formées par quatre grosses taches; région ventrale comme la dorsale et ornée d'une large bande marron. Filières sombres, noirâtres à la base.

Hab.: Leones (Argentine). (Coll.: Bleek.)

Genre Corythalia C. Koch 1850.

1. *Corythalia cincta* (Badcock) 1932.

Syn.: *Makthalia cincta.* Badcock, Journ. Linn. Soc. London, vol. XXXVIII, p. 45, fig. 37 1932.

Le genre *Makthalia* de Badcock est impossible à séparer de *Corythalia*.

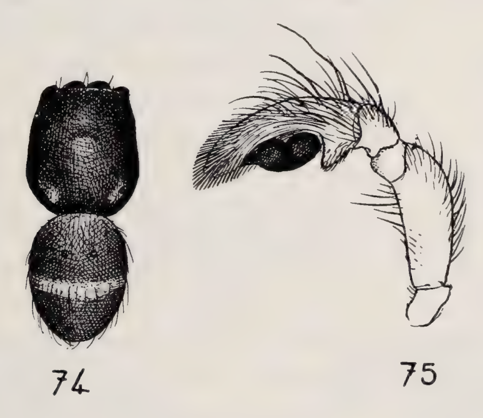
Genre Evarcha Simon 1902.

1. *Evarcha tropica* n. sp.

(Fig. 74-75.)

♀: 7 mm.

Céphalothorax élevé; région thoracique très oblique, avec une dépression récurvée entre les yeux postérieurs et pourvue d'un petit sillon. Ligne des yeux antérieurs bien récurvée. Aire oculaire dorsale plus large que longue, parallèle, les yeux II aussi éloignés des yeux latéraux antérieurs que des yeux III. Bandeau à peu près glabre, un peu plus bas que les yeux médians antérieurs. Tibias et protarses garnis à la face dorsale et à la face ventrale de franges denses de poils soyeux noirs. Tibias I et II avec 2-2-2 épines inférieures et protarses avec 2-2 épines ventrales. Tibias III avec 2-2-2 épines inférieures, 1-1 dorsales et une postérieure; protarses pourvus de deux verticilles de 4 et 5 épines. Tibias IV avec 2-2 épines inférieures, 1-1 dorsales et une postérieure; protarses pourvus de trois verticilles de 4,4 et 5 épines.



Evarcha tropica.
Fig. 74: Face dorsale. — Fig. 75: Patte-mâchoire du mâle.

Céphalothorax fauve obscur, avec une large bande marginale d'écailles lancéolées blanches et quelques écailles blanches, éparses. Chélicères acajou, ainsi que le sternum et les hanches; pièce labiale et lames-maxillaires fauve obscur. Pattes fauves à franges noires

et tarses III et IV jaunes. Abdomen brun foncé, avec une bande marginale et une autre transversale, vers le tiers postérieur, testacées.

Hab.: Venezuela. (Coll.: Dr H.-G. KUGLER.)

Genre ILARGUS Simon 1901.

1. *Ilargus albomaculatus* n. sp.

(Fig. 76.)

♀: 8 mm.

Céphalothorax médiocrement élevé, la région céphalique légèrement inclinée en avant, la thoracique oblique, le sillon thoracique profond et bien visible. Aire oculaire parallèle, les yeux II presque aussi éloignés des yeux III et des latéraux antérieurs. Yeux antérieurs de nuance bleue, en ligne droite. Bandeau plus bas que le rayon des yeux médians antérieurs. Marge inférieure des chélicères présentant une dent robuste et marge supérieure deux dents égales. Sternum large, tronqué en avant; la pièce labiale aussi longue que large, échancrée. Lames-maxillaires dilatées. Tibias I avec 2-2-2 robustes épines inférieures et 1-1 antérieures; protarses avec 2-2 plus longues; tibias II sans épines latérales. Tibias III et IV avec les épines formant une spirale et protarses avec deux verticilles (5-5). Abdomen ovale allongé, pointu en arrière, les filières longues, subégales.



FIG. 76.
Ilargus albomaculatus.
Epigyne.

Céphalothorax brun-noirâtre, orné de trois bandes longitudinales, la médiane fusiforme, occupant la région thoracique, et deux bandes transversales: une en arrière des yeux III et l'autre au-dessus des yeux antérieurs, toutes formées par des poils blancs. Bandeau revêtu de poils blancs. Pattes brun pâle, les pattes IV avec des taches noirâtres à la base et à l'extrémité des fémurs et des tibias. Chélicères acajou. Sternum, pièce labiale et lames-maxillaires brun pâle; les hanches testacées. Abdomen brun foncé garni en dessus d'une grosse tache médiane blanche et, en arrière, de quatre ou cinq petites, anguleuses. De chaque côté, deux taches circulaires blanches, les antérieures plus grosses et plus séparées. Sur les côtés, au niveau de la grande tache dorsale, il y a une large bande

inclinée et, entre les taches circulaires, une autre, bien plus grosse, elliptique. Filières marron.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. TERNETZ.)

Genre ILARGINUS n. gen.

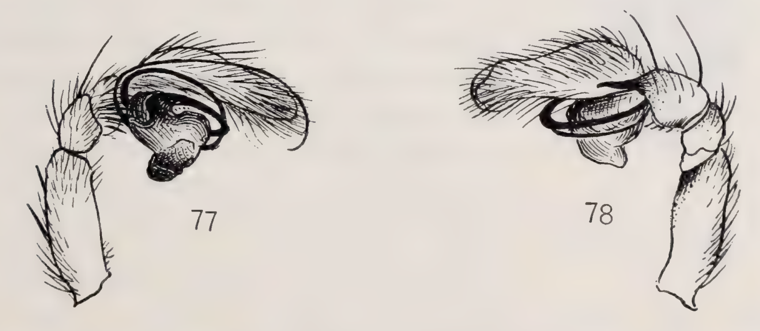
Céphalothorax élevé, avec une dépression récurvée en arrière des yeux postérieurs et pourvu d'un long sillon thoracique. Yeux II aussi éloignés des yeux latéraux antérieurs que des yeux III. Aire oculaire aussi longue que large, plus étroite en arrière. Ligne des yeux antérieurs droite, les médians deux fois plus gros. Bandeau glabre. Chélicères du mâle comme celles de la femelle; leur marge inférieure peu inclinée, avec une dent robuste. Sternum un peu plus long que large, peu rétréci en avant. Les pattes antérieures comme les autres; toutes les pattes avec des nombreuses épines. Lames-maxillaires du mâle dilatées. Type:

1. *Ilarginus spinosus* n. sp.

(Fig. 77-78.)

♂: 6,5 mm.

Tous les fémurs avec 2-3 épines apicales dorsales; les patellas avec une épine de chaque côté. Tibias I et II avec 2-2-2 épines



Ilarginus spinosus.
FIG. 77: Patte-mâchoire (face interne). — FIG. 78: Patte-mâchoire (face externe).

inférieures, 1-1 et 1-1 latérales, 1-1 dorsales; protarses avec 2-2 épines inférieures et 1-1 latérales. Tibias III et IV avec trois verticilles de 4-2-5 épines et protarses avec trois de 2-4-5.

Céphalothorax fauve-obscur, avec deux grosses taches médianes jaunâtres sur la région thoracique et trois taches marginales de poils blancs; les yeux sur des taches noires. Chélicères presque noires. Sternum, pièce labiale et lames-maxillaires brun sombre. Pattes testacées, les fémurs I fauves. Abdomen brun sombre.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre Menemerus Simon 1868.

1. *Menemerus 4-notatus* n. sp.

(Fig. 79.)

♀: 5 mm.

Céphalothorax plan, peu élevé, plus large vers le tiers postérieur, légèrement rétréci en avant, avec une dépression en arrière des yeux. Yeux II un peu plus rapprochés des yeux latéraux antérieurs que des yeux III. Yeux antérieurs en ligne droite, les médians plus de quatre fois plus gros que les latéraux. Bandeau à peu près nul, sans frange. Tibias I et II avec 2-2-2 épines inférieures, protarses avec 2-2. Tibias III et IV avec une épine antérieure, une dorsale et 1-1-1 postérieures plus robustes; protarses avec deux verticilles d'épines. Abdomen à bord antérieur droit, pointu en arrière.

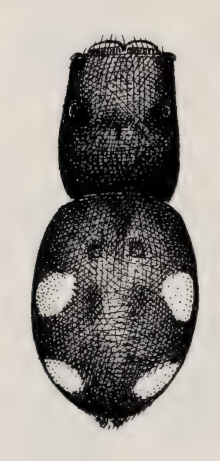


Fig. 79.
Menemerus 4-notatus.
Face dorsale.

Céphalothorax fauve-foncé, les téguments bruns, revêtus de poils sub-spatulés jaunâtres; yeux dorsaux sur des taches noires. Chélicères un peu plus pâles. Pattes-mâchoires, pattes, lames-maxillaires, pièce labiale, hanches et sternum comme le céphalothorax. Abdomen: dos marron, orné de quatre grosses taches jaunes; face ventrale brun sombre, avec quatre séries de points pâles.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Genre PENSACOLA Peckham 1885.

1. *Pensacola variegata* n. sp.

(Fig. 80.)

♀: 8,5 mm.

Céphalothorax médiocrement élevé, la région thoracique déclive, avec un sillon long, un peu en arrière des yeux postérieurs. Yeux II un peu plus éloignés des yeux III que des latéraux antérieurs. Yeux antérieurs en ligne droite, les médians quatre fois plus gros. Bandeau nul. Chélicères présentant une dent robuste sur la marge inférieure et deux dents géminées (la distale bien plus robuste) sur la marge supérieure. Sternum très rétréci en avant, les hanches I presque contiguës. Tibias I avec 2-2-2 épines inférieures, et protarses avec 2-2 plus longues; les protarses beaucoup plus courts et plus étroits que les tibias. Protarses III avec quatre épines basales, une médiane et 5 apicales; protarses IV avec 4 épines basales, 2 médianes dorsales et 5 apicales. Pattes III et IV égales.



FIG. 80. *Pensacola variegata*. Epigyne.

Coloration générale brune. Céphalothorax garni d'une large bande marginale de poils soyeux blancs et région céphalique couverte de soies noires abondantes. Pattes à peu près glabres. Sternum et chélicères, pièce labiale et lames-maxillaires plus sombres. Abdomen revêtu de poils fauves, avec une bande marginale dilatée en arrière et suivie de trois taches irrégulières; vers le tiers postérieur, deux bandes, très recourbées, unies par une ligne médiane. Face ventrale noircie. Filières marron.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. TERNETZ.)

Groupe *Saiteae*.

Genre TAEOMA n. gen.

Céphalothorax élevé, la région thoracique très inclinée, avec le sillon thoracique un peu en arrière des yeux postérieurs. Aire oculaire parallèle, les yeux II aussi séparés des yeux latéraux antérieurs que des yeux III, la région céphalique creusée d'une

dépression entre les yeux. Yeux antérieurs en ligne récurvée. Chélicères du mâle verticales; la marge supérieure présentant un petit lobe et l'inférieure une dent. Sternum peu rétréci en avant. Pièce labiale pentagonale, un peu plus longue que large. Lames-maxillaires dilatées, recourbées en avant de la pièce labiale. Tibias I avec 1-1-1 épines ventrales postérieures et 1-1 antérieures et 1 latérale. Protarses avec 2-2 épines inférieures et une apicale latérale; tibias et patellas subégaux; tarses plus minces vers l'extrémité distale. Protarses III avec deux verticilles d'épines (4-5) et protarses IV avec trois (4-4-5). Abdomen ovale. Filières terminales: les inférieures bien plus larges, bi-articulées, beaucoup plus longues que les supérieures; filières moyennes aussi longues que les inférieures. Type:

1. *Taeoma circumflexa* n. sp.

(Fig. 81.)

♀: 6 mm., ♂: 5 mm.

Céphalothorax fauve obscur, avec une large marge postérieure de poils fusiformes blancs; sur la région thoracique, deux taches de poils jaunâtres semblables. Pattes brun sombre. Sternum, hanches, pièce labiale et lames-maxillaires brun pâle. Région dorsale de l'abdomen présentant quelques soies en avant et une large bande marginale antérieure de poils soyeux jaunâtres ; vers le tiers médian une large bande transversale pâle, présentant un accent circonflexe noir; vers le tiers postérieur une ligne longitudinale médiane et deux lignes légèrement courbées en avant; face ventrale testacée, avec un U marron médian et deux points noirs près des filières. Filières inférieures marron; les autres testacées.

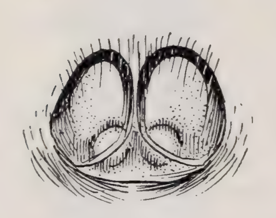


FIG. 81.
Taeoma circumflexa.
Epigyne.

Hab.: Venezuela. (Coll.: Dr H. G. KUGLER.)

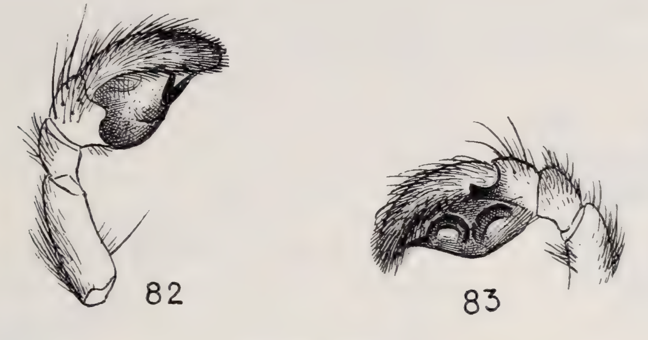
2. *Taeoma barbipes* n. sp.

(Fig. 82-83.)

♂: 7 mm.

Cette espèce diffère de *T. circumflexa* par la frange dense de poils marron sur les pattes I, II et III.

Céphalothorax fauve pâle, revêtu de poils spatulés blancs, plus abondants sur les côtés et de poils soyeux sur la région céphalique



Taeoma barbipes.
Fig. 82: Patte-mâchoire (face interne).
Fig. 83: Patte-mâchoire (face externe).

qui est ornée d'une tache très noire en arrière des yeux latéraux antérieurs. Abdomen brun, avec une bande transverse, sinueuse, pâle et une autre en V. Face ventrale grise.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

Famille **Anyphaenidae.**

Genre Teudis Cambridge 1896.

1. *Teudis rubricephalus* n. sp.

(Fig. 84.)

♀: 10 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	4	6	4	1,5	15,5 mm.
II	3,5	4,8	3,2	1,3	12,8 »
III	3	3,3	2,7	1	10 »
IV	3,8	4,7	4,2	1,2	13,9 »

Ligne des yeux postérieurs presque droite, les médians séparés des latéraux par un intervalle égal environ à leur diamètre et un peu plus éloignés l'un de l'autre. Ligne des yeux antérieurs

légèrement récurvée, les médians bien plus petits. Aire des yeux médians plus large que longue et plus étroite en avant, les yeux postérieurs plus gros que les antérieurs. Chélicères robustes, verticales; marge inférieure présentant six dents, les deux distales plus longues et plus séparées, marge supérieure, cinq dents plus robustes. Tibias I avec 2-2-2 épines inférieures et 1-1-1 antérieures; protarses avec 2 épines inférieures et une robuste épine dorsale. Abdomen ovale allongé, pointu en arrière; les filières terminales. Epigyne trapezoïdale.



Fig. 84.
Teudis rubricephalus.
Epigyne.

Céphalothorax jaune; région céphalique d'un beau rouge, ainsi que les chélicères, la pièce labiale et les lames-maxillaires. Pattes mâchoires jaunes, avec les tarses rouges. Pattes antérieures jaunes, avec l'extrémité distale des protarses et les tarses roses. Les autres pattes et les hanches jaunes. Sternum jaune, avec une bande marginale rose. Abdomen et filières jaune pâle.

Hab.: Paraguay. (Coll.: Dr Ch. Ternetz.)

2. *Teudis tetrasetus* n. sp.

(Fig. 85-86.)

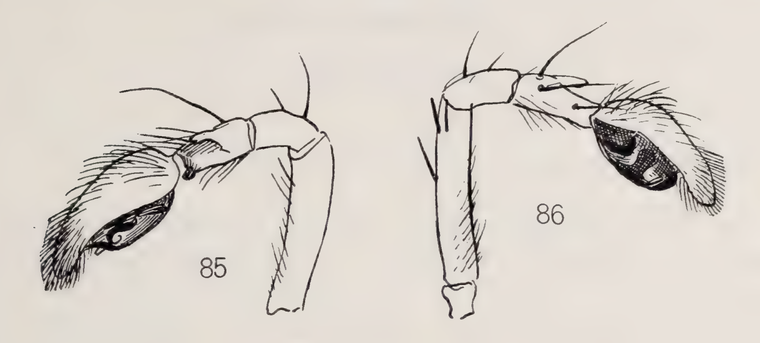
♂: 5,5 mm.

Pattes	Fémur	Patella + tibia	Protarse	Tarse	Total
I	3	4	2,5	1,3	10,8 mm.
II	2,4	3,2	1,8	1	8,4 »
III	2	2,3	1,5	0,7	6,5 »
IV	3	3,2	2,8	1	10 »

Céphalothorax convexe, peu rétréci en avant; le sillon thoracique long et profond. Yeux postérieurs égaux, presque équidistants, en ligne procurvée. Yeux antérieurs presque contigus, en ligne légèrement récurvée, les médians un peu plus gros. Chélicères robustes, verticales: marge inférieure pourvue de 5 petites dents séparées, marge supérieure d'une frange de poils et de 3 dents beaucoup plus robustes. Pièce labiale environ deux fois plus longue que large. Sternum étroit, pointu en arrière. Tibias I avec 2-2-2 épines inférieures, les apicales beaucoup plus courtes; protarses avec de

faibles scopulas dans la moitié apicale et 2-1 épines inférieures. Tibias II avec 1-2-2 épines inférieures et une antérieure; protarses comme les antérieurs. Abdomen comme chez l'espèce précédente.

Pattes-mâchoires: fémur médiocre; patella piriforme; le tibia plus long que la patella, avec deux apophyses externes, une médiane



Teudis tetrasetus.
Fig. 85: Patte-mâchoire (face externe).
Fig. 86: Patte-mâchoire (face interne).

et l'autre apicale; tarse aussi long que tibia plus patella; bulbe grand, allongé, basal, avec un court style apical courbé.

Céphalothorax brun pâle, à nuances fauves; pattes testacées; pièce labiale, lames-maxillaires et hanches brun-testacé. Abdomen brun pâle, avec quatre soies noires, courbées, situées au milieu de la région dorsale et orné de trois bandes longitudinales pâles, indistinctes.

Hab.: Paraguay. (Coll.: D^r^ Ch. Ternetz.)

Tome 46, nº 3. — Janvier 1939.

Beitrag zur Spinnenkunde

von

E. SCHENKEL.

Mit 7 Textfiguren.

I. SPINNEN DES LÖTSCHENTALS.

Der obere, bewohnte Teil des Lötschentals, im Wallis, ist ein mässig breites Längstal in der südlichen Abdachung der Berneralpen, zwischen der Kette, die hier die Grenze der Kantone Bern und Wallis bildet, und der südlich vorgelagerten, parallel verlaufenden mit Aletsch- und Bietschhorn als Hauptgipfel. Die Talrichtung ist derjenigen des Goms, der obersten Rhonetalstufe, annähernd parallel. Während dreier Wochen, Juli-August 1938, wurde vom Standquartier Ried aus die Umgebung nach Spinnen abgesucht; das Ergebnis war aber wenig befriedigend; nur 116 Arten von Spinnen und 6 Weberknechte wurden erbeutet; zwei Species, *Zelotes gallicus* Simon und *Aprolagus saxatilis* (Blackwall), sind für die Schweiz neu. Wohl wegen der höhern Lage, vielleicht auch wegen der Abgeschlossenheit des Tales fehlt der südliche Anteil der Fauna, *Eresus niger*, *Thomisus albus*, *Xysticus ninnii* und andere, die bei Fiesch, im Oberwallis, noch reichlich vertreten waren, vollständig; dagegen fehlt mir jegliche Erklärung für die völlige Abwesenheit von Afterskorpionen, die sonst in den Alpen regelmässig und bis in höhere Lagen hinauf durch ein bis mehrere Arten vertreten sind.

Die reichsten Fänge wurden erzielt durch Aussieben von Moos und Umkehren von Steinen in Wäldern auf der linken Talseite bei Ried, auf dem Schuttkegel des Birchbachs und den darüber aufsteigenden Talhängen; nur hier fand ich eine zum Durchsieben geeignete Moosvegetation. Auffallend war hier das reichliche Auftreten von *Gnaphosa badia*, *Caracladus aviculus*, *Scotynotylus alpigena*, *Colobocyba affinis*, *Centromerus subalpinus* in der relativ tiefen Lage von 1500-1600 m; hier fand sich auch *Panamomops*

tauricornis, der bisher nur von Bourg-Saint-Pierre und dem Saas-Tal bekannt war. *Drassodes heeri* scheint dagegen die tiefern Tallagen zu meiden; ich fand ihn nur auf den Alpenweiden. Wie bei Fiesch fehlt auch hier der im Einzugsgebiet des Rheines (und in ganz Mitteleuropa) so häufige *Coelotes terrestris*, der demnach den Kamm der Berneralpen nicht überschreitet; wohl aber fanden sich auf der Lauchernalp, am Weg zum Lötschenpass, einige Exemplare des in der Schweiz nur selten und sporadisch vorkommenden *Coelotes atropos*; für die Arten dieses Genus aus den penninischen Alpen, *C. pickardi* von Saas und Zermatt, und *C. rudolfi* östlich vom Simplon, scheint das Rhonetal eine unüberwindliche Schranke zu sein.

LISTE DER SPINNEN DES LÖTSCHENTALS.

Amaurobius claustrarius (Hahn).
fenestralis (Stroem).
Harpactocrates drassoides (Sim.).
Drassodes lapidosus (Walck.).
pubescens (Thor.).
heeri (Pav.).
signifer (C. L. K.).
Echemus alberti Schenkel.
Zelotes apricorum (L. K.).
gallicus Sim.
clivicola (L. K.).
Gnaphosa lugubris (C. L. K.).
badia (L. K.).
Pholcus opilionoides (Schrank).
Theridion ovatum (Cl.).
sisyphium (Cl.).
umbraticum L. K.
petraeum L. K.
denticulatum (Walck.).
Crustulina guttata (Wider).
Steatoda bipunctata (L.).
Robertus truncorum (L. K.).
scoticus Jacks.
Minicia marginella (Wid.).
Maso sundevalli (Westr.).
Ceratinella brevis (Wid.).
brevipes (Westr.).
Lophocarenum elongatum (Wid.).
lesserti Schenkel.
Panamomops tauricornis (Sim.).
Minyriolus pusillus (Wid.).
Araeoncus anguineus (L. K.).
Scotynotylus alpigena (L. K.).
Caracladus aviculus (L. K.).
Colobocyba pallens (Cambr.).
affinis (de Lessert).
Wideria fugax (Cambr.).
languida Sim.
Trachynotus obtusus (Blackw.).
Cornicularia cuspidata (Blackw.)
Blaniargus herbigrada (Blackw.)
Asthenargus paganus (Sim.).
Hilaira excisa (Cambr.).
tatrica Kulcz.
Agyneta subtilis (Cambr.).
Meioneta gulosus (L. K.).
Aprolagus saxatilis (Blackw.).
Centromerus brevipalpis (Menge).
silvaticus (Blackw.).
subalpinus de Lessert.

Oreonetides vaginatus (Thor.).
Bolyphantes luteolus (Blackw.).
Leptyphantes mughi (Fickert).
tenebricola (Wid.).
mengei Kulcz.
monticola (Kulcz.).
Labulla thoracica (Wid.).
Linyphia triangularis (Cl.).
marginata C. L. K.
pusilla Sundev.
Stylophora concolor (Wid.).
Microcentria pusilla Schenkel.
Meta mengei (Blackw.).
Zygiella montana (C. L. K.).
Araneus diadematus Cl.
marmoreus pyramidatus Cl.
ceropegius (Walck.).
cucurbitinus Cl.
omoedus (Thor.).
Cyclosa conica (Pall.).
Oxyptila trux (Blackw.).
Xysticus audax (Schrank).
gallicus Sim.
desidiosus Sim.
Philodromus emarginatus (Schrk).
vagulus Sim.
aureolus (Cl.).
corticinus (C. L. K.).
Thanatus coloradensis Keyserling (Gertsch 1934, p.1).
Clubiona pallidula (Cl.).
hilaris Sim.
genevensis L. K.
Zora manicata Sim.
Micaria formicaria (Sund.).
scenica Sim.
Tegenaria silvestris L. K.
Coelotes atropos (Walck.).
Cryphoeca sylvicola (C. L. K.).
Trochosa terricola Thor.
Tarentula inquilina (Cl.).
barbipes (Sund.).
trabalis (Cl.).
aculeata (Cl.).
Xerolycosa nemoralis (Westr.).
Pardosa torrentum Sim.
monticola (Cl.).
mixta (Kulcz.).
tarsalis (Thor.).
blanda (C. L. K.).
saltuaria (L. K.).
cursoria (C. L. K.).
lugubris (Walck.).
amentata (Cl.).
ferruginea (L. K.).
giebeli (Pav.).
wagleri nigra (C. L. K.).
pyrenaea Sim.
Heliophanus cupreus (Walck.).
aeneus (Hahn).
auratus C. L. K.
Evophrys erratica (Walck.)
frontalis (Walck.).
Sitticus rupicola (C. L. K.).
Salticus scenicus (Cl.).
Aelurillus insignitus (Oliv.).
Phlegra fasciata (Hahn).
Nemastoma dentipalpe Ausserer.
chrysomelas (Herm.).
Mitopus morio (Fabr.).
Strandibunus obliquus (C.L.K.).
Platybunus pinetorum (C. L. K.).
Liobunum limbatum L. K.

II. BESCHREIBUNGEN NEUER EUROPÄISCHER SPINNEN

Kleinere Aufsammlungen von Spinnen von Schaffhausen und Zermatt, aus dem Tirol und aus Lappland, welche die Herren Dr. DE LESSERT in Buchillon, Dr. VOGELSANGER in Schaffhausen, H. JANETSCHEK in St. Blasien, und Prof. Dr. THIENEMANN in Plön zum Bestimmen übersandten, enthielten einige neue Formen, deren Beschreibungen dem Verzeichnis der Lötschentaler Spinnen nachfolgen.

Coryphaeolanus lapponicus n. sp.

Die Epigyne des vorliegenden ♀ ist zwar ähnlich derjenigen, die L. KOCH (1879, Taf. II, 7 *b*) für *Erigone mendica* gibt; nur ist die Grube am Hinterrand des Geschlechtsfeldes grösser als dort angegeben, und das tiefe, längliche Grübchen davor fehlt bei unserer Art; mit JACKSONS Figur (1914, Taf. III, 8) stimmt sie noch weniger überein.

Körper total 2 mm; Cephalothorax 0,9 lang, 0,7 mm breit; Kopfbreite bei der hintern Augenreihe 0,4 mm, letztere selbst 0,3 mm.

Bein I, 2,4 mm (0,7 + 0,2 + 0,6 + 0,5 + 0,4) ; IV, 2,7 mm (0,8 + 0,2 + 0,7 + 0,6 + 0,4).

Der Cephalothorax ist birnförmig, mit kaum merkbaren seitlichen Einbuchtungen. Die Stirnecken sind so stark gerundet, dass die Ränder der Kopfseiten und des Clypeus fast eine einheitliche Kurve bilden.



FIG. 1.
Coryphaeolanus lapponicus n. sp.
Epigyne.

Die hintere Augenreihe ist gerade; ihre Mittelaugen sind scheinbar etwas grösser als die seitlichen; das mittlere Intervall kommt dem Mittelaugendurchmesser gleich, die seitlichen scheinen etwas kleiner. Das Viereck der Mittelaugen ist hinten beträchtlich breiter als lang. Die vordere Reihe ist ganz schwach recurv ;die vordern Seitenaugen sind gleich, die Mittelaugen nur etwa halb so breit wie die hintern Mittelaugen; das vordere mittlere Intervall

ist sehr klein, etwa gleich dem Radius der Mittelaugen, die seitlichen Intervalle sind etwa dreimal so breit als das mittlere und kommen fast dem Durchmesser der vordern Seitenaugen gleich. Der Kopf ist hinter den Augen etwas gewölbt, der Thorax dahinter auf eine kurze Strecke fast horizontal. Der Clypeus ist etwa so hoch wie das Augenfeld; die Mandibeln sind etwa $1\frac{1}{2}$ mal so lang als das Gesicht hoch, beide zusammen merklich breiter als lang; der Vorderrand der Klauenfurche trägt 5 deutlich getrennte, mässig grosse Zähne, die mit Ausnahme des kleineren basalen fast gleich lang sind; der Hinterrand weist 3 oder 4 sehr kleine Zähnchen auf; die Maxillen sind etwas gestreckter als die von *Asthenargus* z. B.; ihre grösste Breite beträgt etwa $^4/_5$ der Länge. Das Hinterende des Sternums ist quer abgestutzt; es ist zwischen den Hüften IV nicht ganz so breit als eine derselben. An den Beinen sind die Tarsen kürzer als die Metatarsen; der Metatars IV trägt kein Hörhaar. Der Umriss des Geschlechtsfeldes entspricht einer plumpen, quer gestellten Ellipse; vor ihrem Hinterrand findet sich eine flache, hinten offene Grube von rechteckigem Umriss mit abgerundeten Vorderecken; die Umrandung ist etwas wulstig, bei den Hinterecken ziemlich breit aber flach; die Mitte des Vorderrandes ist nach hinten in einen breiten Kiel ausgezogen, der die Grube der Länge nach durchzieht; er ist rundlich-dreieckig mit gewölbter Basis und Seiten und abgerundeten Ecken; die kissenartige Oberfläche liegt so hoch als die Grubenränder; die den Mittelkiel seitlich begrenzenden Grubenteile sind lange nicht so schmal, als die vorhin erwähnten Abbildungen für *Coryphaeolanus holmgreni* (Thorell) = *mendicus* L. K. angeben.

Der Cephalothorax und das Sternum sind glatt und glänzend, dunkelbraun; an ersterem sind die Kopffurchen erkennbar, ebenso Spuren von Strahlenfurchen; sein Rand ist ziemlich breit schwarz; ein subpentagonaler Fleck auf dem Hinterkopf und 3 Keilflecke jederseits auf dem Thorax sind etwas verdunkelt. Die Hüften sind deutlich heller als das Sternum, die Beine trüb orangegelb mit graulichen Patellen. Mandibeln ähnlich wie die Beine, Abdomen schwärzlich.

1 ♀, gesammelt von A. Thienemann in der Birkenregion des Abiskogebietes in Schwedisch-Lappland, aus schmelzwassernassem Sphagnum.

Janetschekia n. gen. *(Gongylidieae).*

Das Genus verbindet Merkmale von drei verwandten Gattungen; der Bau der Geschlechtsorgane kommt demjenigen bei *Microerigone spetsbergensis* (Thorell) am nächsten; die Epigyne des Weibchens ist ebenfalls eine Platte, die beim aufgehellten Präparat ähnlichen inneren Bau zeigt wie bei jener; am Bulb des ♂ ist das Paracymbium klein, lunuliform; am distalen Ende des Bulbs findet sich ein längsgerichteter, spitzer Stachel, der aber gerade ist, nicht nach oben gebogen wie bei *M. spetsbergensis* (vergl. M. Dahl, 1928, p. 15, Fig. 19). Die Tibia des männlichen Palps weist wie bei *Asthenargus* eine grosse, auf der Innenseite entspringende, quer nach aussen umgebogene Apophyse auf. Das Kopfprofil des ♂ erinnert an *Typhochrestus borealis* Jackson (1930, p. 649, Pl. xvii, Fig. 13), da sich das Augenfeld zwischen den Augen zu einem kegelförmigen, behaarten Höcker erhebt; trotzdem sind beide Augenreihen, die hintere in Ober-, die vordere in frontaler Ansicht, gerade; die Mittelaugen beider Reihen sind deutlich getrennt; das Viereck der Mittelaugen ist eher länger als hinten breit. Der Vorderrand der Mandibelklauenfurche trägt 5, der Hinterrand nur 3 sehr kleine Zähne. Die Tarsen der Beine sind merklich kürzer als die Metatarsen. Metatars IV hat kein Trichobothrium.

Janetschekia lesserti n. sp.

♂: Körper total 1,2 mm; Cephalothorax 0,55 mm lang, 0,45 mm breit; Abdomen 0,65 mm. Der Umriss des Cephalothorax ist birnförmig, mit kaum angedeuteten seitlichen Einbuchtungen; der Stirnrand ragt in Oberansicht stark abgerundet dreieckig vor. Im Profil ist die hintere Abdachung ziemlich lang und wenig steil; davor steigt der Rücken bis zum Kopfhügel schwach an; letzterer ist ein niedriger, fein und kurz abstehend behaarter Kegel; seine Vorderwand reicht bis zu den vordern Mittelaugen hinunter und ist schwach gewölbt; unter letztern weicht der Clypeus erst etwas zurück, im untern Drittel ragt er wieder vor, ist also hohlkehlig. Beide Augenreihen sind in entsprechender Ansicht gerade; die Augen sind mit Ausnahme der kleineren vordern Mittelaugen subegal (Durchmesser beider Sorten 7 : 5). Das Intervall der hintern Mittelaugen ist deutlich grösser als ihr Durchmesser, die

seitlichen Zwischenräume scheinen in Oberansicht kaum halb so gross zu sein; die hintern Mittelaugen stehen nicht auf dem Kopfhügel, sondern hinten-aussen an dessen Basis. Das vordere, mittlere Intervall ist etwas kleiner, die seitlichen gleich dem Durchmesser der vordern Mittelaugen. Der Clypeus ist etwa so hoch, wie die Spitze des Kopfhügels höher liegt als der untere Rand der vordern Mittelaugen; die Mandibeln sind länger als der Clypeus hoch ist, aber niedriger als das ganze Gesicht. Der Vorderrand der Klauen-

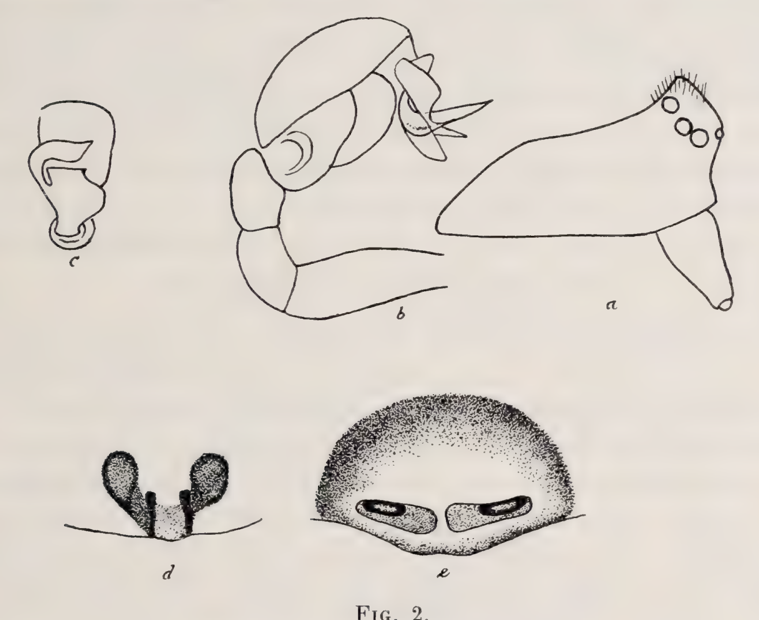


Fig. 2.

Janetschekia lesserti n. g. n. sp.

a = Cephalothorax des ♂ im Profil; *b* = rechter Palp von aussen; *c* = Tibia + Lamina von oben; *d* = Epigyne des ♀, aufgehellt; *e* = Epigyne stärker vergrössert, trocken.

furche trägt mindestens 4 Zähne (genaue Untersuchung war nicht möglich; bei einem aufgehellten Präparat der Mandibel eines ♀ fanden sich 5 Zähne am Vorder- und 3 sehr kleine am Hinterrand der Furche). Maxillen an der breitesten Stelle hinter dem Palpenansatz breiter als lang, ziemlich schief; der schwarze apicale Rand ragt aussen schwach vor, ist aber abgerundet. Die Tibia des Palps ist endwärts stark verbreitert; ein kurzer, aber sehr breiter, gerade abgestutzter, an den Seiten deutlich abgesetzter Saum des obern

Apicalrandes kann als ganz kurze obere Apophyse gedeutet werden; die eigentliche Apophyse entspringt etwas vor dem Ende an der Innenseite; sie ist vom obern Anhang durch eine schmale Bucht getrennt, erst vor- und etwas einwärts gerichtet, dann stark nach aussen gebogen, so dass sie vor dem oben erwähnten Saum des Apicalrandes und ihm parallel die Lamina tarsalis überquert; das Ende ist schräg gestutzt, die distale Ecke der Abstutzung etwas ausgezogen, nach vorn-aussen gerichtet; das Gebilde gleicht sehr dem Endast der Tibiaapophyse von *Entelecara media* Kulcz., welch letztere am gleichen Fundort auch vorkommt. Am Bulb fällt vor allem auf ein ziemlich langer, spitzer, etwas abgeflachter, brauner Stachel am apikalen untern Ende, der längsgerichtet und gerade, nicht nach oben gekrümmt ist. Der Cephalothorax und das Sternum sind glatt und glänzend, dunkel pechbraun; die Beine sind trüb gelbbraun; der Hinterleib ist schwärzlich.

♀ (gravid): Körper total 1,6 mm lang; Cephalothorax 0,55 mm lang, 0,45 mm breit; Hinterleib etwa 1,06 mm lang.

Der Umriss des Cephalothorax ist ähnlich wie beim ♂; aber da der Kopfhügel fehlt, ragt der Vorderrand nicht über die Augen vor; er bildet mit den vordern Kopfseiten eine einheitliche Kurve. Die Profillinie ist hinter den Augen erst etwas gewölbt, dann bis zur hintern Abdachung horizontal. Die Kopffurchen sind deutlich. Die Augenstellung ist ähnlich wie beim ♂, nur scheinen die vordern Mittelaugen etwas kleiner und sind weiter von einander getrennt, das mittlere Intervall ist gleich, die seitlichen sind etwas kleiner als der Durchmesser der vordern Mittelaugen. Das Mittelaugenviereck ist ein wenig länger als hinten breit, etwas länger als der Clypeus hoch ist. Die Mandibeln sind so lang wie Clypeus + Augenfeld; der vordere Rand der Klauenfurche trägt 5, der hintere 3 sehr kleine Zähne. Die Maxillen sind breiter als lang, über die Lippe geneigt; die Aussenränder convergieren nach vorn, die Endränder ebenfalls, nur viel stärker; letztere sind schwarz gesäumt; ihre Aussenecken ragen schwach nach aussen vor, sind aber abgerundet; die 2-3 noch vorhandenen Börstchen der Unterseite stehen auf der basalen Hälfte, sind nur mässig stark, und ihre Ansatzstellen sind nur unbedeutende Knötchen. Das Sternum ist gewölbt und wie der Cephalothorax glatt und glänzend; sein abgerundetes Hinterende ragt nicht über den Ansatz der Hüften IV hinaus; diese sind aber weit getrennt. Die Epigyne ist eine mässig gewölbte

Platte von unbestimmtem, anscheinend quer ovalem Umriss; vor dem Hinterrande liegt ein enger querer Schlitz, der jederseits eine wenig auffallende, querovale, kleine Beule einschliesst; bei einem mit verd. KOH aufgehellten Präparat findet sich vor dem Hinterrand ein helles, quadratisches Feldchen, das seitlich begrenzt ist von 2 schmalen, dunkeln Samenschläuchen; ihre blasenartig verbreiterten Vorderenden liegen unmittelbar vor den Vorderecken des Feldchens; etwas hellere, aber beträchtlich grössere Samentaschen liegen etwas ausserhalb und reichen mehr als Feldchenlänge weiter nach vorn; sie sind mit den dunkeln Rändern des Feldchens breit verbunden. Die Färbung der dunklern Exemplare entspricht derjenigen des ♂, andere Exemplare sind beträchtlich heller.

1 ♂, 5 ♀ von Alpein in den Stubaier Alpen, Tirol, gesammelt von H. Janetschek. 1 ♂ von Zermatt, Wallis, gesammelt von R. de Lessert.

Asthenargus helveticus Schenkel.

♂: Körper total 1,4 mm lang; Cephalothorax 0,65 mm lang, 0,55 mm breit.

Das vorliegende ♂ ist um ein Geringes kleiner als der Typus des ♀ (1936, p. 317). Die hintere Augenreihe ist fast gerade, kaum angedeutet procurv, die vordere ist vollkommen gerade; die vordern Mittelaugen sind etwa halb so breit als die 6 subegalen übrigen; die 3 hintern Zwischenräume sind merklich kleiner als die Hinteraugendurchmesser; die 3 vordern sind subegal und wenig grösser als der Radius der vordern Mittelaugen; das Mittelaugenviereck ist hinten deutlich breiter als lang. Der Vorderrand der Klauenfurche hat wie beim ♀ 5 Zähne; die 4 Hinterrandzähne sind sehr klein. Die Patella des

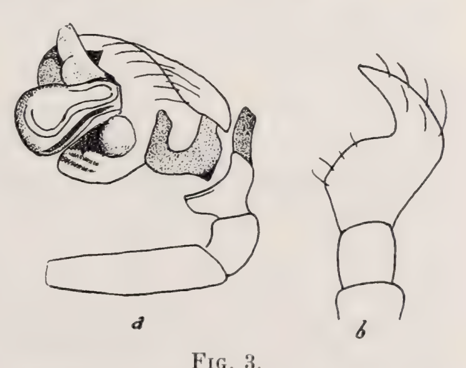


Fig. 3.
Asthenargus helveticus Schenkel, ♂.
a = linker Palp von aussen;
b = Patella + Tibia von oben.

Palps ist kurz, kaum länger als breit, subcylindrisch. Der Stamm der Tibia ist etwa so lang als die Patella und, namentlich in Seitenansicht, stark becherförmig erweitert, am Ende eher höher als lang; die Innenseite ist in eine plumpe Apophyse ausgezogen, die erst nach vorn-innen gerichtet ist, dann um 90° nach aussen umbiegt; der schwach gekrümmte Endteil ist allmählig verjüngt und stumpf zugespitzt; er ist schräg nach aussen und etwas nach vorn gerichtet und eher länger als der Stamm der Tibia; um letzteres Maass liegt die Spitze vor dem Apicalrand des Tibiastammes; in Seitenansicht ist die apicale Partie der Apophyse schräg nach oben gerichtet, schwach nach hinten gekrümmt, parallelseitig bis zum schief gestutzten Ende. Das Paracymbium ist auffallend gross, zweimal im rechten Winkel gebogen, so dass die mittlere Partie deutlich horizontal verläuft; die basale untere Ecke ist wenig, aber doch deutlich zu einem dunklen Läppchen verbreitert. Die Beschreibung der Palpentibia von *A. longespina* (Simon) (1926, p. 459) lässt mich vermuten, dass *A. helveticus* vielleicht nur ein Synonym dieser Art ist.

♂ aus der Umgebung Schaffhausens, ges. von Th. Vogelsanger.

Asthenargus tirolensis n. sp.

♂: Cephalothorax 0,65 mm lang, 0,5 mm breit.

Der Cephalothorax ist im Umriss eiförmig, ohne seitliche Einbuchtungen; der Vorderrand bildet mit den Kopfseiten fast eine einheitliche Kurve; im Profil ist die hintere Abdachung mässig steil; sie geht ohne eigentlichen Winkel, nur mit stärkerer Biegung in die Rückenlinie über, die bis zu den Hinteraugen etwas sich senkt und schwach gewölbt ist. Die Fläche ist glänzend, äusserst fein retikuliert. Beide Augenreihen sind in entsprechender Ansicht gerade; die Hinteraugen sind fast gleich gross; das mittlere Intervall ist gleich breit wie der Augendurchmesser; die seitlichen scheinen etwas kleiner; die vordern Mittelaugen sind halb so breit als die Seitenaugen; die 3 Intervalle sind eher etwas kleiner als ein Mittelaugendurchmesser, das mittlere um eine Spur grösser als die seitlichen; das Mittelaugenviereck ist etwa so lang als hinten breit. Der Clypeus ist beträchtlich höher als die Augengruppe und etwas hohlkehlig. Die Mandibeln sind fast doppelt so lang als der Clypeus hoch ist; sie sind pyriform; der Furchenvorderrand

trägt 4 grössere, der Hinterrand 4 sehr kleine Zähne. Sowohl die Vorderfläche der Mandibeln als die untere Fläche der Maxillen trägt einige Börstchen von verschiedener Grösse, die aber weder durch Stärke noch durch Länge hervorragen; auch ihre Ansatzstellen sind nur unbedeutend erhöht. Maxillen breiter als lang, schräg gestellt (nach vorn stark konvergierend); ihr Aussen- und Endrand treffen in sehr stumpfem Winkel zusammen; die äussere apikale Ecke ist abgerundet. Die Patella des Palps ist ungefähr

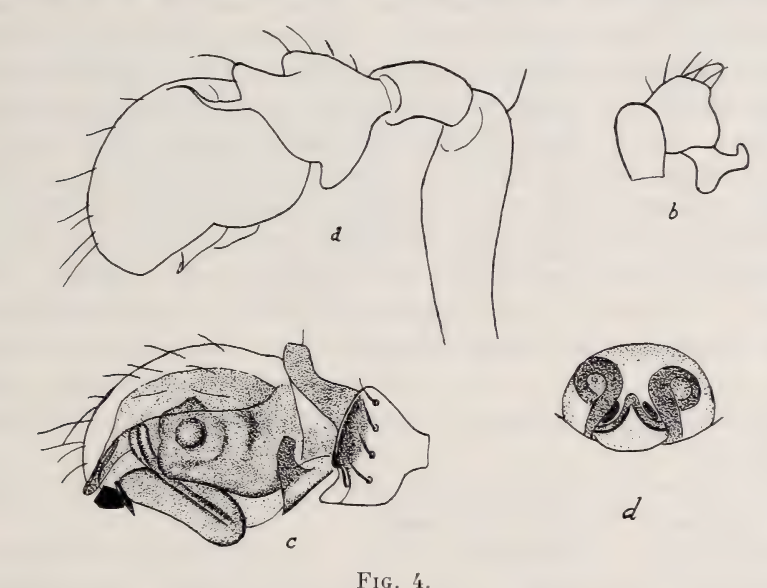


Fig. 4.

Asthenargus tirolensis n. sp.

a = rechter Palp des ♂ von innen; *b* = Patella, Tibia und Paracymbium desselben von aussen-hinten; *c* = Tibia und Tarsus des linken Palps von aussen; *d* = Epigyne des ♀, feucht.

$1^2/_3$ mal so lang als breit, annähernd zylindrisch. Der Stamm der Tibia ist so lang wie die Patella, am Grunde eher enger als diese, aber endwärts so stark verbreitert, dass die Höhe vor dem Ende mindestens $1\frac{1}{2}$ mal so gross ist als die Länge; an der Aussenseite ist der Endrand etwas kammartig ausgedehnt und geschwärzt; davor bilden 4 kräftige Börstchen in gleichen Abständen eine dem Rand nach oben sich nähernde, senkrechte Reihe. Die Innenseite ist in eine plumpe Apophyse ausgezogen, deren Basis mindestens $^2/_3$ des innern Endrandes beansprucht; ihre Länge, parallel der

Längsachse des Gliedes gemessen, ist kürzer als die Breite an der Basis; sie gleicht einem plumpen, schräg nach oben-vorn gerichteten, etwas rückwärts gekrümmten Horn mit abgerundetem Ende, das ein kleines Börstchen trägt; an dem apicalwärts schauenden Rand zweigt in einiger Entfernung von der Spitze ein dünner, stark S-förmig gebogener, fein zugespitzter Ast ab; dieser ist erst end-, dann auf- und schliesslich wieder endwärts gerichtet und trägt auf $^1/_3$ seiner Länge, von der Basis an, oben ein kleines Börstchen. Das Paracymbium ist verhältnismässig kleiner als bei *A. helveticus*, aber seine basale untere Ecke ist viel stärker lappenartig nach unten ausgezogen; der aufsteigende Endast ist kurz, an der Spitze abgerundet. Der basale Hauptteil des Bulbs hat vor seinem abgestutzten distalen Ende, dicht unter dem Aussenrand der Lamina, einen kreisrunden, schwach erhabenen, schwarzen Fleck; vorn und unten lagert sich dem Hauptkörper ein plumpes Band vor (Embolus ?), das erst schräg nach unten-hinten gerichtet ist, dann scharf umbiegt und dicht angepresst in entgegengesetzter Richtung verläuft; sein Ende ist schwach verbreitert; 2 schwarze Spitzchen sind ihm vorgelagert, die eine ein dünnes, abwärts gerichtetes Dörnchen, die andere ein endwärts schauendes, fast viereckiges Plättchen. Die Farbe des Cephalothorax (Abdomen fehlt) ist ziemlich lebhaft hell gelbbraun.

♀: Körper total 1,4 mm lang; Cephalothorax 0,6 mm lang, 0,4 mm breit; Abdomen 0,8 mm.

Der Körper ist wie beim ♂ gebaut; die Farbe des wohl frisch gehäuteten Exemplars ist heller, fast ganz weisslich. Das mittlere Intervall der hintern Augenreihe ist ein wenig grösser, die seitlichen scheinen wesentlich kleiner als der Durchmesser der hintern Mittelaugen; das Augenviereck ist in Oberansicht so lang als hinten breit. Der Unterrand der Mandibelfurche trägt ebenfalls 4 kleine Zähnchen; an den Maxillen ist die äussere apikale Ecke etwas deutlicher, aber auch abgerundet. Die Epigyne ist eine gewölbte, helle Platte, die breiter als lang ist; ihr procurver Hinterrand ragt etwas über die Bauchfalte nach hinten vor; unter Flüssigkeit betrachtet, schimmern mehr oder weniger dunkle, braune Samentaschen und Gänge durch; letztere umrahmen zunächst die Taschen und setzen sich von deren Innenseiten nach hinten fort, wobei sie etwas auseinander weichen; ein subtrigonales Feldchen dazwischen ist seitlich und an der Spitze gesäumt von einem winkelförmigen,

engeren Kanal mit nach aussen gekrümmten Schenkeln und scharf dunkel markierten Innenkonturen; aussen schieben sich zwischen die Winkelschenkel und die oben erwähnten Samengänge zwei längliche, schwarze Körperchen ein.

2 ♂, 2 ♀ aus Tirol, ges. von H. Janetschek (Material wie maze-riert und teilweise zertrümmert, nur 1 ♀ jetzt noch leidlich erhalten).

Hilaira glacialis Thor., var. *thienemanni* n. var.

Nach A. R. Jackson (1933, p. 152) und Ake Holm (1937, p. 6) sind bisher drei verschiedene Formen gelegentlich als *H. glacialis* bezeichnet worden: Die echte *H. glacialis* Thorell von Spitzbergen, *H. nivalis* Holm = *H. glacialis* (Thor.) ? Kulcz. und *H. vexatrix* (Cambr.) = *H. whymperi* Jackson. Bei der vorliegenden ist die Epigyne derjenigen der sibirischen Form am ähnlichsten, die Tibia des Palpes des ♂ entspricht nahezu derjenigen von Spitzbergen, die Gestaltung des apikalen Endes des Bulbus scheint von allen bekannten Formen verschieden zu sein.

♂: Körper total 2,6 mm; Cephalothorax 1,2 mm lang, 0,9 mm breit; Abdomen 1,4 mm.

Der Cephalothorax ist birnförmig; die seitlichen Einbuchtungen sind kaum angedeutet; das Vorderende ist abgerundet, ohne deutliche Seitenecken; im Profil zeigt sich zwischen der wenig steilen hintern Abdachung und dem schwach gewölbten Hinterkopf nur eine schwache Depression; vorn fällt die Profillinie fast senkrecht ab und wird dann in der Augengegend wieder wagrecht, gleicht somit einer Treppenstufe; der Clypeus ist etwas hohlkehlig, das Mittelaugenfeld darum etwas vorragend; in Oberansicht hat die erwähnte Stufe parabolischen Umriss. Die hintere Augenreihe ist deutlich procurv; die Hinteraugen sind subegal; das mittlere Intervall ist mindestens gleich $1^2/_3$, die seitlichen gleich $1^1/_3$ Augendurchmesser. Die vordere Reihe ist gerade; die Mittelaugen sind etwa halb so breit als die elliptischen Seitenaugen; die längere Achse der letztern ist merklich grösser, die kürzere kaum kleiner als der Durchmesser der Hinteraugen; das mittlere Intervall ist kaum gleich $^1/_4$, die seitlichen sind etwas mehr als 1 Mittelaugendurchmesser. Das Mittelaugenviereck ist hinten wesentlich breiter als lang; es ist etwas höher als der Clypeus. Die Klauenfurche der Mandibeln trägt vorn 5, hinten 4 Zähne. Die Tibia des Palps ist,

verglichen mit HOLMS Angaben (1937, p. 8, Fig. *d-i*), noch mehr, auch schlanker nach oben-vorn ausgezogen; der äussere Endrand entspricht am meisten der Fig. *e*, *l. c.*; der innere Apikalrand lässt sich mit keiner der entsprechenden Figuren (*l. c.: g-i*) in Einklang bringen; er weist nur einen stumpfwinkligen, abgerundeten Vorsprung im untern Drittel auf und zwei Buchten, eine stumpfwinklige untere und eine doppelt so breite, flachbogige obere. Am apikalen Bulbende ist ein Embolus, der einer der Fig. *a-c*, *l. c.*, entsprechen würde, nicht sichtbar; es finden sich dort in Aussenansicht min-

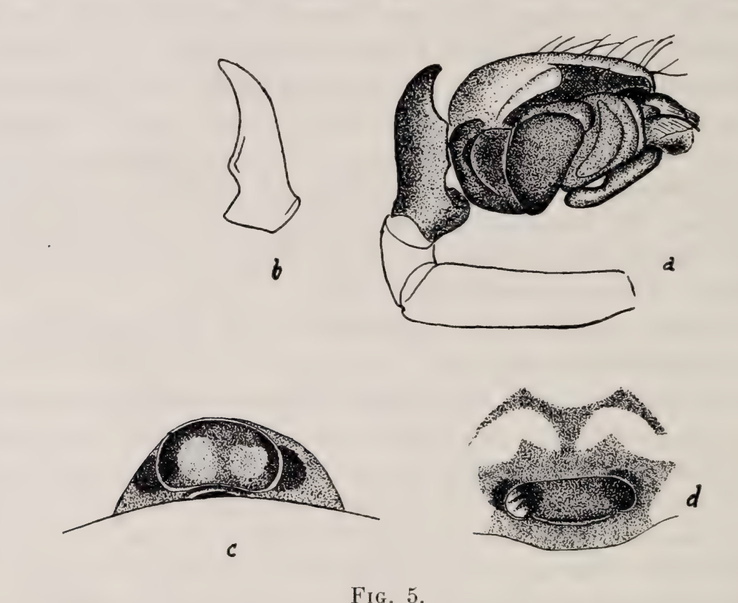


FIG. 5.
Hilaira glacialis (Thorell), var. *thienemanni* n. v.
a = rechter Palp des ♂ von aussen; *b* = Tibia desselben von innen; *c* = Epigyne des ♀ von hinten; *d* = von unten.

destens 2, teilweise sich überlagernde, durchscheinende Häutchen; das breit eiförmige untere ist milchiggrau, in der untern Hälfte schwärzlich verdunkelt, am Unterrand etwas uneben; das obere ist dünner, durchsichtig, längsgefältelt, am Rand leicht gezähnelt; es überdeckt das erst erwähnte Blättchen oben und am Grunde; ein dünnes, bogenförmig gekrümmtes, schwarzes Gebilde ist vielleicht der Embolus, da sein Ende die Blättchen etwas überragt; es kann aber auch ein Rand oder Leiste des obern Blättchens sein.

Der Cephalothorax ist lehmbraun, schwärzlich angeraucht, mit

schwach angedeuteten, dunkleren Keilstrahlen; die Mandibeln, Mundteile und das Sternum sind teilweise fast noch stärker rauchig verdunkelt; die Hüften und Beine sind lehmgelb, erstere mit schmalen, schwärzlichen Apikalrändern. Der Hinterleib ist schwärzlich.

♀: Der Cephalothorax hat hinter den Augen keine stufenartige Erhöhung; sein Vorderende ist etwas gestutzt, mit abgerundeten Aussenecken. Die Zwischenräume der hintern Augenreihe sind etwas kleiner als beim ♂, der mittlere = $1^1/_3$, die seitlichen wenig mehr als 1 Mittelaugendurchmesser. Die vordere Reihe ist etwas merklicher, doch immer noch sehr schwach recurv; die vordern Seitenaugen sind nicht ganz doppelt so breit als die mittleren; das mittlere Intervall ist = ½, die seitlichen auch etwas mehr als 1 Mittelaugendurchmesser; das Mittelaugenviereck ist im Verhältnis zur hintern Breite noch niedriger, nicht ganz so hoch als der Clypeus. Der Vorderrand der Mandibelfurche trägt 6 Zähne; die 5 kleinen Hinterrandzähne nehmen gegen das untere Mandibelende so an Grösse ab, dass die beiden untersten kaum zu erkennen sind.

Die Hinteransicht der Epigyne kommt der entsprechenden von *H. nivalis* (Kulczynski 1908, Taf. II, Fig. 45) sehr nahe; doch scheint die Grube etwas breiter , und die beiden flachen Beulen auf dem Grunde der Grube scheinen zu fehlen; in Oberansicht erstreckt sich die Grundplatte der Epigynengrube beträchtlich weiter nach hinten als deren Dach.

Das Hörhaar an Metatars IV steht beim ♂ auf $^5/_8$ der Länge, beim ♀ dem Ende um Weniges näher.

Birkenregion des Abiskogebietes, in Schwedisch-Lappland, ges. von A. Thienemann. ♂ aus schmelzwassernassen Moosen eines Quellgebietes, ♀ aus Quellmoosen nahe dabei.

Centromerus nanus n. sp.

Körper total 1,2 mm lang; Cephalothorax 0,6 mm lang, 0,4 mm breit.

Umriss des Cephalothorax kurzeiförmig, ohne seitliche Einbuchtungen (bei der Untersuchung etwas gequetscht). Die hintere Augenreihe ist kaum merklich procurv, die Augen gross, die mittleren um ihren Durchmesser getrennt; die seitlichen Intervalle sind etwas kleiner. Die untere Tangente der Vorderaugen ist gerade,

die obere recurv wegen des bedeutenden Grössenunterschiedes; mit Ausnahme der vordern Mittelaugen, die nicht einmal halb so breit sind als die übrigen, sind die Augen subegal; das mittlere vordere Intervall ist um eine Spur grösser, die seitlichen merklich kleiner als der Durchmesser der vordern Mittelaugen. Das Viereck der Mittelaugen ist hinten viel breiter als lang, niedriger als der Clypeus; die Mandibeln übertreffen die Gesichtshöhe an Länge. Die Klauenfurche der rechten Mandibeln hat vorn 3, hinten 5, die der linken vorn und hinten 4 Zähne. Der Umriss des Sternums ist fast dreieckig, sein Hinterende zwischen den Hüften IV so breit als eine derselben. Die Patella des Palps ist etwa so lang als dick;

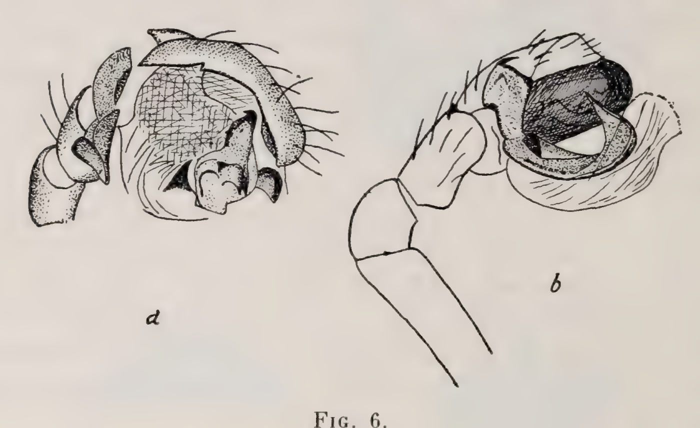


Fig. 6.

Centromerus nanus n. sp. ♂.

a = rechter Palp von aussen; *b* = von hinten-aussen.

die Tibia ist von der engen Basis an becherartig erweitert und am Ende so schief gestutzt, dass die obere Kontur etwa dreimal länger ist als die untere. Die Lamina tarsalis ist länger als Patella + Tibia und an der Basis in einen kleinen, spitzen Kegel nach hinten ausgezogen; das Paracymbium ist gross, quer gestellt, nur von hinten unverkürzt sichtbar; die Ansatzstelle ist breit, der absteigende, nach unten verjüngte basale Teil verbindet sich mit dem Rest scheinbar gelenkartig; letzterer ist schief hufeisenförmig gekrümmt, sein aufsteigender Ast schlank zugespitzt; von der absteigenden, basalen Partie des Hufeisens ragt ein breiter, quer gestutzter, dunklerer Zahn nach hinten-oben; die horizontale und aufsteigende Partie ist vorn schmal leistenartig gerandet. Der Bulbus ist volu-

minös, braun; eine durchsichtige, gefältelte, längliche Lamelle umhüllt ihn unten wie eine Zwiebelschale. Das distale Ende des Bulbs weist einige mit Dornen oder Haken versehene Apophysen auf; unten, beim Ende der durchsichtigen Schale, richtet sich ein spitzdreieckiger, etwas endwärts gekrümmter, scharfer schwarzer Zahn nach oben; davor liegt eine grössere, dunkle, senkrecht gestellte Lamelle; diese endet oben nahe am Laminarand in einem schwarzen, basalwärtsgerichteten, zugespitzten Häkchen; ein tiefer am Hinterrand der Lamelle stehendes Dörnchen schaut etwas mehr nach unten; die untere apikale Ecke der senkrechten Lamelle ist auch geschwärzt, zugespitzt, etwas nach unten ausgezogen; unten ist der Lamelle ein kleineres, fast rechteckiges Plättchen dicht aufgelagert, dessen spitz ausgezogene, vordere, untere Ecke wie eine Verdoppelung der entsprechenden Lamellenecke aussieht; die gegenüberliegende Ecke des Plättchens ragt als kurzes Spitzchen nach hinten-oben; als vorderstes Anhängsel des Bulbs liegt dicht unter dem Laminaende ein plump halbmond-, fast muschelförmiger, brauner Haken. Die Tarsen der Laufbeine sind so lang als die Metatarsen.

Die Farbe des Körpers ist ziemlich hell, aber etwas rauchig lehmbraun; die schwarzen Höfe der Augen sind zu einem gemeinsamen Fleck vereinigt, in den nur hinten in der Mitte die helle Farbe etwas eindringt; der Rand des Cephalothorax ist schmal schwärzlich gesäumt. Die Beinhüften sind etwas heller als das schwach rauchig verdunkelte Sternum.

♂: Birkenregion des Abiskogebietes, in Schwedisch-Lappland, ges. von A. Thienemann in schmelzwassernassen Moosen einer Zwergbirkenheide.

Leptyphantes janetscheki n. sp.

♀: Körper total 2,75 mm; Cephalothorax 1,1 mm lang, 0,9 mm breit; Stirne 0,45 mm, hintere Augenreihe 0,39 mm, beide Mandibeln zusammen an der Basis so breit wie die Stirne, 0,5 mm lang. Bein I 6,35 mm (1,65 + 0,4 + 1,75 + 1,65 + 0,9); II 5,7 mm (1,5+0,3+1,6+1,5+0,8); III 4,53 mm (1,3+0,3+1,2+1,13+0,6); IV 5,55 mm (1,55+0,3+1,45+1,45+0,8).

Cephalothorax im Umriss pyriform, mit kaum angedeuteten Seitenbuchten, die weit vorn, fast im Niveau der hintern Augenreihe

sich befinden; Vorderende breit, flachbogig, mit erkennbaren Seitenecken. Beide Augenreihen in entsprechender Aufsicht gerade, die vordere etwas schmäler; Hinteraugen subegal, auch ihre drei Intervalle unter sich gleich breit, etwas schmaler als ein Augendurchmesser; die vordern Seitenaugen sind mindestens so gross als die hintern, die vordern Mittelaugen kleiner, das Verhältnis der Durchmesser = 8 : 5; das vordere mittlere Intervall ist eher kleiner als der Radius der vordern Mittelaugen, ein seitliches nur wenig kleiner als der Durchmesser der vordern Seitenaugen. Das Mittelaugentrapez ist hinten breiter als lang; der Clypeus ist fast 1½ mal so hoch als das Augenviereck von vorn gesehen. Die Mandibeln sind um ⅓ länger als die Gesichtshöhe; die Aussenseiten sind in der obern Hälfte etwas convex, in der untern leicht divergierend; die Klauenfurche trägt am Vorderrand 3 grosse Zähne, deren mittlerer der längste ist; am Hinterrand finden sich 4 kleine Zähnchen, deren oberstes etwas grösser ist als die drei andern.

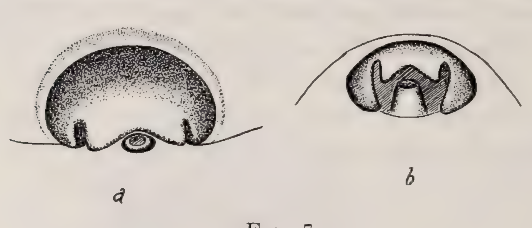


FIG. 7.
Leptyphantes janetscheki n. sp. ♀.
a = Epigyne von unten; *b* = von hinten.

An Bein I und II sind die Metatarsen so lang wie die Femora, die Tibien etwas länger; an Bein IV die Tibia und der Metatars gleich und kürzer als der Femur. Die Tibien I und II tragen oben 1-1, vorn 1, unten 2 Reihen von je 1-1 langen Stacheln, der Metatars I hat beim vorliegenden Exemplar nur 1, bei einem andern, grösseren, 1-1 Stachel. Die Epigynenfläche ist gewölbt, ihr Umriss halbkreisförmig, hinten quer gestutzt, in der Mitte mit stumpfwinkliger Bucht, die das querovale, oben vertiefte Columellaende einschliesst; ausserhalb der mittleren Bucht schneidet jederseits ein kurzer schmaler Schlitz von hinten in die Platte ein; so entstehen eine Art kurzer, 4 mal so breit als langer Clavus und 2 viel schmälere seitliche Partien, die aber deutlich Teile der Epigynenplatte und nicht durch Furchen von ihr getrennt sind; bei einem Exemplar gehen die erwähnten Schlitze nach vorn in seichte, konvergierende Furchen über, wodurch bei oberflächlichem Be-

trachten ein herzförmiger Clavus ähnlich dem von *L. variabilis* Kulcz. vorgetäuscht wird.

Der Cephalothorax ist olivenbraun, das Sternum braunschwarz, die Hüften und Beine gelb. Der Hinterleibsrücken ist von 4 Längsreihen kleiner, unregelmässiger, weisslicher Fleckchen durchzogen; die mittleren Reihen sind genähert und parallel, die seitlichen folgen dem Rande; die Elemente der Mittel- und Randreihen sind undeutlich durch Anastomosen verbunden. Die Hinterleibsseiten und der Bauch sind ungefleckt, grauschwarz wie die Grundfarbe des Rückens. Bei einem deutlicher gezeichneten Exemplar besteht die mittlere Doppelreihe aus 5 Paaren; die Flecken der beiden vorderen sind kurze Striche; die ersten sind fast längsgerichtet, die zweiten weichen nach hinten etwas auseinander; die hintern Paare bestehen aus mehr oder weniger keilförmigen Punkten, die fast quer liegen und in der Mitte teilweise zusammenstossen; jede Randreihe besteht aus ca. 5 Strichelchen; die vordern sind länger und liegen dem Rückenrand parallel; die folgenden sind kürzer und schief nach unten-hinten gerichtet; auf den hintern Hälften der Hinterleibsseiten stehen je 3 Punkte, 2 hintereinander in der Längsrichtung, der hinterste nach oben verschoben in die Nähe des Endes der Rückenrandreihe.

Alpein in den Stubaier Alpen, Tirol, ges. von H. Janetschek: 4 ♀, einige Juv.

ZITIERTE LITERATUR

1928. Dahl, M. *Spinnen von Nowaja Semlja.* Report of the scient results of the Norwegian Exp. to Nowaja Zemlja, 1921. No. 36

1934. Gertsch, W. J. *Notes on American Crab Spiders (Thomisidae)* American Museum Novitates, No. 707.

1937. Holm, Åke. *Zur Kenntnis der Spinnenfauna Spitzbergens und der Bäreninsel.* Arkiv för Zoologie, Bd. 29 A, No. 18.

1914. Jackson, A. R. *A contribution to the Spider Fauna of Scotland.* Proceed. of the Roy. Phys. Soc. of Edinburgh, Vol. XIX, No. 5.

1930. —— *Results of the Oxford University Exped. to Greenland, 1928: Araneae.* Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, Vol. VI.

1933. —— *Results of the Oxford University Exped. to Akpatok in 1931: Araneae.* Proceed. Zool. Soc. London, Part 1, 1933.

1879. Koch, L. *Arachniden aus Sibirien und Nowaja Semlja.* Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. XVI, No. 5.

1908. Kulczynski, Wl. *Araneae et Oribatidae Exped. Ross. in Insulas Novo-Sibiricas.* Mém. de l'Acad. Impér. des Sciences de St-Pétersbourg, Classe phys.-mathém., Vol. XVIII, No. 7.

1936. Schenkel, E. *Kleine Beiträge zur Spinnenkunde.* Revue Suisse de Zool., T. 43, No. 10.

1926. Simon, E. *Les Arachnides de France*, T. VI, 2. Part.

Tome 46, nº 4. — Janvier 1939.

Résultats de la deuxième Mission scientifique suisse en Angola 1932-1933.

Coléoptères Phytophages d'Angola

par

M. PIC.

Cet article est la suite d'articles précédents sur le même sujet. Il est inspiré par les fructueuses récoltes entomologiques du Dr A. Monard dans l'Angola. Les types uniques m'ont été généreusement abandonnés. Quant aux nouveautés représentées par deux exemplaires, un de ceux-ci se trouve dans ma collection et l'autre doit être déposé au Musée d'Histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds.

Précédemment, j'ai étudié quelques *Phytophages* divers [1]. Le présent mémoire est spécialement consacré aux Eumolpides rapportés nombreux en éléments nouveaux et aux Clytrides, de moindre importance. Il comprend aussi un Mégalopide et trois Criocérides étudiés postérieurement aux premiers éléments de ces groupes déjà publiés, puis deux espèces de Sagrides. Je crois superflu de donner l'énumération de toutes les espèces recueillies, mon mémoire étant suffisamment important, réduit aux descriptions des formes nouvelles.

I. Mégalopides (supplément) [2].

Sphondylia inlineata n. sp.

Elongata, postice paulo-attenuata, nitida, pro majore parte luteo pubescens, in elytris sat regulariter non dense griseo pu-

[1] Rev. Suisse de Zoologie, t. 38, 1931, pp. 423-427; *l. c.*, t. 43, 1936, pp. 623-629; *l. c.*, t. 44, 1937, pp. 106-109.

[2] Voir les Mégalopides précédemment étudiés, in Rev. Suisse de Zoologie, t. 44, 1937, pp. 100-109.

bescens, niger, tibiis posticis antice et elytris testaceis, membris nigris. Capite elongato, dense ruguloso-punctato; thorace parum breve, sat robusto, lateraliter arcuato, postice paulo attenuato, sub-alutaceo, mediocre et sparse punctato, antice transverse impresso, postice transverse sulcato, luteo pubescente, in disco transverse quadri subglabro maculato; scutello luteo pubescente; elytris thorace paulo latioribus, sat elongatis, apice paulo attenuatis et breve dehiscentibus, mediocre sat dense punctatis, ad suturam antice subcarinatis, humeris prominulis; infra corpore nigro; pedibus brevibus, pro majore parte dense luteo pubescentibus. Longueur: 10 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Ressemble à *P. luteolineata* Pic, s'en distingue, à première vue, par l'absence de bande pubescente sur la suture et les pattes plus courtes.

II. Criocérides (supplément) [1].

Liliocoris maculatipes n. sp.

Oblongo-elongatus, nitidus, testaceus, infra corpore lateraliter at femoribus posticis infra nigro maculatis, articulis 5 et sequentibus antennarum tarsisque nigris. Capite parum lato, in vertice medico sulcato et bigibboso; antennis parum validis, elongatis; thorace parum elongato, medio strangulato, antice transverse depresso, postice arcuate sulcato, medio minute lineato punctato; elytris thorace valde latioribus, elongatis, postice attenuatis, fere instriatis, sat fortiter lineato-punctatis, punctis postice minutis et pro parte irregulariter dispositis; infra corpore parum pubescente; pedibus parum validis. Longueur: 9 mm.

Lunda, Dala (un exemplaire).

Par le dessous du corps maculé de noir, se rapproche de *L. constricticollis* Cl., en diffère par la base des antennes testacée, les genoux non marqués de foncé, les cuisses postérieures ornées d'une macule noire.

Lema breveapicalis n. sp.

Oblongo-elongata, nitida, nigro metallica, capite in vertice, membris elytrisque pallido-testaceis, his apice reducte nigro

[1] Voir les Criocérides précédemment étudiés, in Rev. Suisse de Zoologie, t. 44, 1937, pp. 107-108.

marginatis. Capite in vertice testaceo bigibbuloso; thorace sat breve, medio strangulato, antice dilatato, subangulato, antice et postice transverse sulcato, parum punctato; elytris thorace valde latioribus, elongatis, apice breve attenuatis, substriatis et diverse lineato-punctatis, striis apice distinctis; infra corpore parum dense argenteo pubescente, pygidio supra rufescente; pedibus sat brevibus. Longueur: 6 mm.

Kasinga (un exemplaire).

Peut se placer près de *L. dilutipennis* W., en diffère par les membres clairs, le front orné de deux gibbosités, la bordure apicale foncée des élytres.

Lema monardi n. sp.

Minuta, oblongo-elongata, nitida, nigro metallica, supra viridemetallica, pedibus testaceis, tibiis apice tarsisque nigris. Capite fortiter et sparse punctato, medio reducte sulcato; antennis opacis, validis, nigris, ad basin paulo rufis; thorace sat breve, antice dilatato-subangulato, postice fere recto, post medium transverse sulcato, in disco minute lineato punctato; elytris thorace valde latioribus, parum elongatis, apice attenuatis, substriatis et fortiter lineato-punctatis, punctis postice minutis; infra corpore nigrometalllico, pro parte cyaneo, minute non dense griseo pubescente; pedibus sat gracilibus. Longueur: près de 5 mm.

Kasinga (un exemplaire).

Ressemble à *L. tristis* Gerst., s'en distingue par le thorax différent, les élytres plus longs, les tibias brièvement foncés à leur extrémité inférieure.

III. Eumolpides.

Colasposoma angolense n. sp.

Oblongo-elongatum, subconvexum, nitidum, supra glabrum, infra breve et sparse pubescente, nigro-aeneum. Capite fortiter sat dense punctato, pro parte plicato, medio impresso; antennis elongatis, nigro-piceis, ad basin rufis; thorace breve et lato, lateraliter fere recto, antice paulo attenuato, fortiter, lateraliter densiore, punctato; scutello pro parte impunctato, pro parte minute et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, irregulariter mediocre, lateraliter densiore, punctatis; femoribus inermibus. Longueur: 6 mm.

Ebanga (un exemplaire).

Ressemble à *C. senegalense* Cast., mais de forme moins trapue, thorax plus étroit comparé aux élytres.

Colasposoma diversipenne n. sp.

Oblongum, parum convexum, nitidum, supra glabrum et viride auratum, infra pedibusque sparse pubescentibus et nigro-cyaneis. Capite sat fortiter et dense punctato aut plicato, medio paulo depresso; antennis elongatis, pro parte rufo-piceis; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, fortiter non dense punctato; scutello minute punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, irregulariter sat sparse mediocre punctatis; femoribus robustis, inspinosis. Longueur: 6 mm.

Kuvangu (un exemplaire).

Se distingue du précédent par les élytres plus courts, moins convexes, le thorax plus transversal, la coloration différente.

Colasposoma purpureicolor n. sp.

Oblongum, subconvexum, nitidum, supra glabrum et purpureum, aliquot anguste viride marginatum, infra pedibusque plus minusve viridi-aeneis et sparse pubescentibus. Capite subalutaceo, fortiter et sparse punctato, medio impresso, antennis elongatis, piceis, ad basin rufis; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, fortiter non dense punctato; scutello purpureo aut viride, sparse punctato; elytris thorace paulo latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute et sparse, lateraliter dense, punctatis et pro parte plicatis; femoribus inermibus. Longueur: 7 mm.

Ebanga (plusieurs exemplaires).

Peut se placer près de *C. aurichalceum* Ths., plus grand, sculpture des élytres en partie embrouillée et coloration différente.

Colasposoma aeneicolor n. sp.

Oblongum, subconvexum, nitidum, supra glabrum, infra pedibusque sparse griseo pubescentibus, nigro-aeneum (forma typica), aliquot viride aut viride auratum (v. nov. viridicolor), aut diverse cyaneum (v. nov. caeruleicolor). Longueur: 7,5-8 mm.

Ebanga (petite série).

Voisin du précédent, mais avec la coloration du dessous du corps à peu près analogue à celle du dessus.

Colasposoma monardi n. sp.

Oblongo-subovatum, supra glabrum, diverse alutaceum, aut subopacum, viride, pro parte purpureo marginatum (forma typica), aut aeneo-cuprum (v. nov. obscurior), infra corpore diverse rufescente aut aenescente, paulo pubescente, femoribus diverse rufis, antennis diverse rufis. Capite parum fortiter sat dense punctato; thorace breve et lato, postice paulo dilatato, parum fortiter sat dense punctato; scutello punctato; elytris thorace non latioribus, brevibus, postice attenuatis, diverse irregulariter, lateraliter fortiore, punctatis, ad humeros impressis; femoribus robustis, unidentatis. Variat: nitidiore, infra diverse aeneum, supra viride aut viride auratum et aurato marginatum, elytris regulariter punctatis, ♀ lateraliter diverse sculpturatis et plicatis (var. nov. diversicolor). Longueur: 3,5-5 mm.

Elende, Ebanga, Kuvangu (petite série).

Peut se placer près de *C. instabile* Har., en diffère par la sculpture élytrale moins forte et au moins la base des fémurs rousse.

Colasposoma subnigrum n. sp.

Oblongo-subovatum, subconvexum, parum nitidum, breve griseo pubescente, nigrum, vage subaeneum, antennis ad basin pedibusque plus minusve rufis. Capite subalutaceo, mediocre pro parte sparse punctato; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, mediocre sat dense punctato; scutello parum punctato; elytris thorace non latioribus, brevibus, postice attenuatis, pro parte minute, pro parte fortiter sat sparse punctatis; femoribus robustis, ♀ indentatis.

Variat: nitidiore, supra viride-auratum aut aeneum, pro parte densiore punctatum (v. nov. *differens*). Longueur: 4,5-5 mm.

Ebanga, novembre, Bimbi, octobre (petite série).

Distinct, à première vue, du précédent par la pubescence courte et plus ou moins distincte du dessus du corps.

Colasposoma pustuliferum n. sp.

Latum, subovatum, sat convexum, nitidum, glabrum, viride, supra paulo auratum, supra inaequale sat dense punctatum, elytris disperse cyaneo tuberculatis. Longueur: 8 mm.

Bailundo (un seul exemplaire).

Espèce caractérisée par sa forme robuste et la présence de petits tubercules bleus irrégulièrement espacés sur les élytres. A placer près de *C. perlatum* Har.

Nerissus latepubens n. sp.

Oblongus, nitidus, subconvexus, sat dense griseo squamoso-pubescens aut albo pubescens, niger. Capite fortiter et sparse punctato, longe piloso-squamuloso; antennis gracilibus et elongatis; thorace breve et lato, lateraliter crenulato, fortiter sat dense punctato, longe piloso-squamuloso pilis ornato, his pro majore parte longitudinaliter dispositis et postice transverse dispositis; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, parum fortiter et dense punctatis, pro parte maculoso denudatis, pro parte sat breve squamuloso pilosis; pedibus gracilibus et elongatis, longe albo pilosis; femoribus inermibus. Longueur: 7 mm.

Ebanga (deux exemplaires).

Espèce pouvant se placer près de *N. affinis* Lef., très caractérisée par la disposition spéciale (en double direction) de la pubescence du thorax.

Scelodonta trinotata n. sp.

Suboblonga, nitida, sparse griseo pubescens, supra fere glabra, cupreo-metallica nigro-violaceo notata. Capite fortiter et dense punctato aut plicato, in vertice sulcatulo; antennis elongatis, gracilibus, apice paulo latioribus; thorace breve, sat lato, lateraliter subarcuato, pro parte transverse plicato, supra violaceo bilineato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, fortiter sculpturatis, punctato impressis et plicatis, in singulo et in disco ad basin et ante apicem nigro-violaceo maculatis, ad medium nigro-violaceo fasciatis; pedibus sat gracilibus, metallicis, femoribus minute dentatis. Longueur: 5,5-6 mm.

Bimbi, en octobre; Ebanga, en novembre (plusieurs exemplaires).

Cette jolie espèce peut prendre place près de *S. maculosa* Lef. et s'en distingue, à première vue, par les élytres dépourvus d'une macule apicale foncée.

Scelodonta albomaculata n. sp.

Oblonga, minuta, nitida, sparse griseo maculata et albo maculata, cuprea, violaceo notata. Capite alutaceo, fortiter et sparse punctato, in vertice sulcatulo; antennis sat brevibus, ad basin cupreis, apice

cyaneis; thorace sat breve et parum lato, lateraliter subarcuato, punctato et transverse plicato, supra violaceo bilineato et lateraliter albo maculato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, diverse pro parte lineato-punctatis et diverse sulcatis, violaceo vittatis et maculatis, in singulo quadri (1,2 oblique dispositis, 1) albo maculatis; pedibus sat brevibus, femoribus parum distincte dentatis; pectore et thorace lateraliter infra dense albo pubescentibus. Longueur: 4 mm. environ.

Kuvangu (un exemplaire).

Voisin de *S. inaequalis* Frm. et s'en distinguant, à première vue, par la présence de macules blanches.

Scelodonta monardi n. sp.

Oblonga, minuta, nitida, sparse griseo pubescens et supra albo lineato subvittata, cuprea, elytris vage obscuriore vittatis. Capite subalutaceo, fortiter et sparse punctato, in vertice sulcatulo; antennis parum brevibus, apice cyaneis; thorace parum breve, sat lato, lateraliter arcuato, transverse plicato, medio sulcatulo et albo vittato ; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice valde attenuatis, diverse striatis et quadrate lineato-punctatis, intervallis costulatis; pedibus sat brevibus, femoribus minute dentatis; pectore et thorace lateraliter infra dense albo pubescentibus. Longueur: 4 mm.

Lunda (deux exemplaires).

Très distinct du précédent par la sculpture élytrale plus forte, les élytres avec des rangées de soies blanches mais sans macules.

Macrocoma usambarica Weise var. nov. *angolensis.*

Grandis, oblongo-elongata, nitida, diverse albo-sericeo pubescens et albo hirsuta, diverse aenea aut aeneo-cuprescens, antennis ad basin aliquot paulo rufis. Longueur: 5,5-6,5 mm.

Elende, novembre; Kalukembe, décembre (petite série).

La forme typique a une coloration d'un vert doré.

Macrocoma purpureonotata n. sp.

Grandis, oblonga, nitida, diverse albo sericeo pubescens et albo hirsuta, supra viride-metallica, capite medio, thorace medio et antice, elytris ad scutellum antice cupreo notatis, infra corpore

membrisque diverse auratis aut cupreis, antennis apice violaceis. Capite dense ruguloso-punctato; thorace sat breve et lato, antice attenuato, sat fortiter et dense punctato; scutello viride, medio cupreo et punctato; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, humeris prominulis, non fortiter diverse et irregulariter punctatis; pedibus cupreis, elongatis, femoribus 4 anticis distincte, posticis paulo, dentatis. Longueur: 6 mm.

Elende (un exemplaire).

Voisin du précédent, très caractérisé par la présence de parties cuivreuses nettes sur le dessus du corps.

Macrocoma monardi n. sp.

Grandis, oblonga, nitida, argenteo pubescens, infra pro parte densiore, supra pro majore parte, sparse pubescens, nigro-aenea, antennis ad basim, tibiis plus minusve tarsisque rufis. Capite fortiter et dense punctato; thorace breve et lato, lateraliter antice valde attenuato, postice paulo latiore, diverse pro parte fortiter et sparse punctato; scutello distincte punctato et pubescente; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, antice paulo impressis, humeris distinctis, diverse sed sat minute irregulariter punctatis; pedibus sat validis, femoribus distincte et acute dentatis. Longueur: 6 mm.

Kuvangu et Ndongo, en mai (4 exemplaires).

Très distinct du précédent, en outre de la coloration, par la ponctuation plus espacée du thorax et les pattes en partie rousses.

Pseudocolaspis diversepubens nov.

Oblongus, sat latus, parum nitidus, nigro-aenescens, argenteo pubescens, supra irregulariter et sparse pubescens, pilis pro parte longitudinaliter, pro parte transverse, dispositis; capite thoraceque sat fortiter non dense punctatis; elytris pro parte sat fortiter et irregulariter punctatis, antice paulo impressis, humeris prominulis; pedibus metallicis, parum elongatis, femoribus acute dentatis. Longueur: 4 mm.

Kalukembe (2 exemplaires).

Diffère, au moins à titre de variété, de *P. chrysites* Gerst. par la pubescence non rapprochée du dessus du corps et dirigée en sens divers.

Pseudocolaspis brevesetosa n. sp.

Oblonga, lata, parum nitida, nigro-aenescens, sparse et breve, non regulariter, argenteo pubescens. Capite sat fortiter et dense punctato; antennis apice cyaneis, ad basin rufis; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, sat fortiter et dense punctato; scutello punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice paulo attenuatis, humeris prominulis, diverse pro parte sat minute irregulariter, pro parte dense, punctatis; pedibus metallicis, parum robustis, femoribus acute dentatis. Longueur: 4 à 5 mm.

Ganda, oct.; Ebanga, nov. (2 exemplaires).

Diffère, à première vue, du précédent par la pubescence courte du dessus du corps.

Pseudocolaspis semipurpurea n. sp.

Oblonga, lata, parum nitida, sparse albo, in elytris pro parte lineato pilosis, cyanea, pro parte violacea; capite, thorace et scutello pro parte purpureis; pedibus metallicis, cupreis. Capite sat fortiter, parum dense punctato; antennis ad basin metallicis; thorace parum breve, lateraliter subarcuato, parum fortiter et dense punctato; scutello subtransverso, punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice valde attenuatis, ad humeros paulo impressis, minute irregulariter pro parte dense punctatis; pedibus elongatis, femoribus acute dentatis. Longueur: 4,5 mm.

Kalukembé (un exemplaire).

Sans doute voisin de *P. cupreofemorata* Jac., et s'en distinguant (ex description) par les pattes entièrement métalliques et la coloration, non uniforme du dessus.

Pseudocolaspis minuta n. sp.

Minuta, oblonga, parum lata, parum nitida, sparse albo pilosa, pilis in elytris irregulariter dispositis, diversicolor, nigro-aenea, pro parte violaceo-purpurea, femoribus posticis viridibus. Capite fortiter non dense punctato; antennis brevibus, apice nigris et dilatatis; thorace parum breve, lateraliter subarcuato, fortiter sat dense punctato; scutello fortiter punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, antice fortiter et dense, postice sparse et minute, punctatis; pedibus metallicis, sat brevibus, acute dentatis. Longueur: 3 mm.

Elende (2 exemplaires).

Peut se placer près de *P. severini* Jac.; s'en distingue par la coloration métallique, le thorax plus fortement ponctué, etc.

Pseudocolaspis bicoloripes n. sp.

Oblonga, lata, nitida, sparse et irregulariter argenteo squamulata aut breve pilosa, viride-aurata, thorace medio et elytris supra caeruleis, antennis ad basin, tibiis tarsisque rufis. Capite parum fortiter non dense punctato; antennis brevibus, apice dilatatis; thorace parum breve, lateraliter arcuato, parum fortiter et dense punctato; scutello punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice paulo attenuatis, humeris prominulis, minute et irregulariter punctatis; pedibus sat brevibus, femoribus minute parum distincte dentatis. Longueur: 3-4 mm.

Kuvangu et Mukoti (petite série).

Peut se placer près de *P. cupreomarginata* Jac., en diffère nettement par les élytres sans rides, les membres en partie roux.

Pseudocolaspis subdentata n. sp.

Minuta, oblonga, lata, nitida, irregulariter albo pubescens et breve hirsuta, nigro-aenea, supra aeneo-aurata, antennis ad basin, tibiis tarsisque diverse rufis. Capite sat fortiter non dense punctato; antennis brevibus, apice nigris et dilatatis; thorace sat breve, lateraliter subarcuato, sat fortiter et dense punctato; scutello transverso, punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, humeris prominulis, minute et irregulariter punctatis; pedibus brevibus et validis, femoribus minute, parum distincte, dentatis. Longueur: 3 mm.

Mukoti, en mai (2 exemplaires).

Voisin du précédent, s'en distingue, à première vue, par la coloration concolore du dessus, la pubescence plus nettement séparée.

Pseudocolaspis robustipes n. sp.

Minuta, oblonga, nitida, irregulariter albo argenteo pubescens, aenco-cuprea, infra viridiscens, membris rufescentibus. Capite sat fortiter non dense punctato; antennis sat brevibus, apice validioribus et rufo-brunneis; thorace parum breve, sat robusto, antice attenuato, postice subarcuato, sat minute et dense punctato; scutello punctato; elytris thorace valde latioribus, curtis, postice attenuatis, humeris paulo prominulis, sat fortiter et irregulariter

punctatis; pedibus sat brevibus, validis, femoribus minute dentatis. Longueur: 2,5 mm. environ.

Kuvangu, en mars (un exemplaire).

Très distinct du précédent par le thorax moins court par rapport aux élytres, les élytres très courts, les pattes plus fortes, etc. Paraît devoir se placer près de *P. servula* Marsh.

Lefevrea ruficollis n. sp.

Oblonga, nitida, rufa, elytris pro majore parte nigris, ad basin reducte rufo fasciatis et apice testaceo maculatis, antennis apice nigris. Capite parum fortiter non dense punctato, medio sulcatulo; thorace breve et lato, antice attenuato, subarcuato, postice paulo inciso, minute sat sparse punctato; elytris sat elongatis, postice breve attenuatis, lineato-punctatis, pro parte lateraliter et apice striatis. Longueur: 3 mm.

Ebanga, en octobre (un exemplaire).

Espèce des plus distinctes par la particulière coloration du dessus. Peut se placer près de *L. fulvicollis* Jac.

Lefevrea unifasciata n. sp.

Oblonga, lata, nitida, nigro-olivacea, elytris testaceis, pro parte viride-aeneo marginatis, post medium transverse viride-aeneo fasciatis, sutura metallica, membris pro parte testaceis, antennis apice nigris, femoribus, pro parte brunneis. Capite subalutaceo, diverse et sparse punctato, medio breve sulcato; thorace breve et lato, lateraliter arcuato, angulis valde distinctis, subalutaceo, minute et sparse punctato; elytris latis, sat brevibus, postice breve attenuatis, lineato-punctatis, pro parte striatis, antice distincte impressis. Longueur: près de 3 mm.

Elende, en novembre (un exemplaire).

A placer près de *L. aeneicollis* Jac., s'en distingue, à première vue, par les élytres ayant une fascie transversale métallique.

Lefevrea viridescens n. sp.

Oblonga, lata, nitida, nigro metallica, supra viridescens, membris nigris, antennis ad basin femoribusque late rufis. Capite fortiter, pro parte dense, punctato, in vertice sparse punctato; thorace breve et lato, lateraliter arcuato, postice paulo inciso, minute sat dense punctato; elytris latis, sat brevibus, postice attenuatis,

lineato-punctatis, intus minute, lateraliter fortiter, striatis, antice parum distincte impressis. Longueur: 13 mm.

Ebanga, en novembre (un exemplaire).

Se rapproche de *L. aeneoviridis* Bryant, mais un peu plus grand et s'en distinguant, à première vue, par les membres en partie roux.

Lefevrea bicoloripes n. sp.

Oblonga, nitida, nigro-metallica, supra aenescens (aliquot elytris vage olivaceis), membris rufis, antennis apice nigris, femoribus diverse metallico notatis. Capite diverse et sparse punctato; thorace breve et lato, antice attenuato, lateraliter subarcuato, angulis posticis valde distinctis, minute et sparse punctato; elytris latis, sat brevibus, ante apicem paulo latioribus et apice attenuatis, pro parte irregulariter punctatis, lateraliter striatis. Longueur: 3 mm.

Bimbi, en octobre (type in coll. Pic). Ebanga, en novembre (var. in coll. Monard). Diffère du précédent par la ponctuation plus fine et plus espacée du thorax, les élytres à ponctuation en partie irrégulière.

Lefevrea nitida n. sp.

Oblonga, nitida, nigro metallica, pectore viridescente, capite thoraceque aeneis, elytris viridibus, membris rufis. Capite subalutaceo, fortiter et sparse punctato, medio breve sulcato; thorace breve et lato, lateraliter arcuato, angulis valde distinctis, minute et sparse punctato; elytris parum latis et elongatis, post humeros paulo strangulatis, ad medium paulo latioribus et apice attenuatis, intus lineato-punctatis, externe pro parte irregulariter et fortiter punctatis, postice trisulcatis. Longueur: 4 mm.

Elende, en novembre (un exemplaire).

Sans doute voisin de *L. fulvipes* Jac. avec une autre coloration du dessus du corps, la ponctuation fine du thorax, etc.

Lefevrea obscurilabris n. sp.

Oblonga, nitida, nigra, supra aeneo-cuprea, thorace elytrisque circa anguste viridescentibus, membris testaceis. Capite subalutaceo, fortiter et sparse punctato, inter oculos impresso; thorace breve et lato, lateraliter fortiter arcuato et late marginato, plus minusve minute et sparse punctato; elytris parum latis et elongatis,

apice attenuatis, regulariter, pro majore parte parum sat fortiter lineato-punctatis, postice substriatis. Longueur: 3,5 mm.

Elende, en novembre (un exemplaire).

Voisin de *L. angolensis* W. et en différant (ex description) au moins par le labre foncé et la coloration du dessus du corps.

Liniscus semiviridis n. sp.

Oblongo-subovatus, nitidus, nigro-metallicus, supra viride-olivaceus, elytris diverse rufo-testaceis (forma typica), aut supra rubris et viride tinctis (v. decolor), membris testaceis, femoribus plus minusve viridibus. Capite thoraceque subalutaceis, fortiter sat sparse punctatis, illo breve, sat lato, antice paulo attenuato; antennis elongatis, gracilibus, articulis 5 ultimis latioribus, elongatis; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute striatis, striis plus minusve fortiter punctatis, intervallis pro parte latis, diverse punctatis, his rufis, ad suturam antice plus minusve et externe diverse viride-tinctis, aliquot fere concoloribus; pedibus parum validis, femoribus claviformibus, indentatis. Longueur: 2,5-3 mm.

Ganda, en octobre (plusieurs exemplaires).

Paraît devoir se placer près de *L. mandicus* W. La ponctuation du thorax est différente ainsi que la coloration du dessus du corps, principalement celle des élytres.

Liniscus testaceus n. sp.

Oblongo-subovatus, parum nitidus, rufo-testaceus, pectore pro parte brunneo, membris testaceis. Antennis apice latioribus; thorace subalutaceo, fortiter sat dense punctato, breve et lato, lateraliter subarcuato; elytris latis et brevibus, postice attenuatis, postice diverse striato-punctatis, antice pro parte irregulariter punctatis, pro parte substriatis, intervallis diversis, pro parte punctatis; femoribus claviformibus et inermibus. Longueur: 2,5 mm.

Bimbi, en octobre (un exemplaire).

Voisin du précédent, sculpture des élytres différente, thorax plus large par rapport aux élytres, etc.

Je rapporte dubitativement au genre *Liniscus* Lef., sous le nom de *substriatipennis*, provenant de Bimbi, une petite espèce subovalaire, foncée, de coloration verdâtre métallique sur le dessus du corps, ayant les membres testacés avec les cuisses largement

foncées, remarquable par les élytres à peine striés et seulement par places tandis que la majeure partie de ces organes est couverte d'une ponctuation irrégulière. Le thorax n'est pas alutacé et a une ponctuation forte et espacée, il est presque de la largeur des élytres; les antennes sont un peu élargies à l'extrémité, les élytres sont subarrondis, rétrécis à la base mais les épaules sont marquées en dessus, un peu élargies vers le milieu et atténuées postérieurement, nettement rebordés, les pattes sont assez longues et les cuisses paraissent inermes.

Siagrus disconotatus n. sp.

Oblongus, nitidus, rufus, antennis apice, pectore medio abdomineque nigris, elytris ad suturam et lateraliter nigro marginatis, in disco antice longe nigro-maculatis. Capite diverse plus minusve sparse punctato, in vertice foveolato, oculis nigris, validis; antennis longissimis et gracilibus, testaceis, articulis 7 et sequentibus nigris; thorace breve, sat lato, antice et postice paulo attenuato, minute et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, parum fortiter striato-punctatis; pedibus elongatis, femoribus parum crassis, inermibus, posticis dentatis. Longueur: 3,5 mm.

Kuvangu (un seul exemplaire).

Voisin de *S. striatipennis* Lef., en diffère par le thorax concolore, roux, les élytres avec une seule macule discale foncée.

Siagrus trinotatus n. sp.

Oblongus, nitidus, niger, capite thoraceque diverse rufis, elytris testaceis, in disco nigro-metallico maculatis et ad suturam nigro-metallico vittatis, vitta postice attenuata, membris testaceis, antennis apice nigris. Capite minute et sparse punctato, oculis nigris, magnis; antennis gracilibus; thorace breve et lato, postice latiore, antice attenuato, postice marginato, minute et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, parum brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis; pedibus elongatis, femoribus parum crassis, minute dentatis. Longueur: 4-4,5 mm.

Kalukembe, en décembre (2 exemplaires).

Paraît voisin de *S. antennatus* Jac., mais en est nettement séparable, au premier coup d'œil, par tous les derniers articles des antennes noirs, les dessins foncés du thorax et des élytres.

Siagrus discomaculatus n. sp.

Oblongus, nitidus, testaceus, antennis apice et infra corpore nigris, elytris in disco antice minute piceo maculatis, sutura picea. Capite parum punctato, oculis nigris, sat validis; antennis gracilibus, testaceis, apice nigris; thorace breve et lato, lateraliter postice subarcuato, antice valde attenuato, postice marginato, parum distincto et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis; pedibus testaceis, elongatis, femoribus parum crassis, minute dentatis. Longeur: 3,5 mm.

Kalukembe, en décembre (un exemplaire).

Voisin du précédent, plus petit, thorax moins court et non marqué de foncé, les élytres plus courts.

Siagrus monardi n. sp.

Oblongus, nitidus, rufus, elytris cyaneis, antennis apice nigris. Capite minute punctato, oculis nigris, sat magnis; antennis gracilibus et elongatis, testaceis, apice nigris; thorace breve et lato, lateraliter fere recto, minute et sparse punctato; elytris thorace sat latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, intervallis punctatis; pedibus elongatis, femoribus parum crassis, inermibus aut posticis minute dentatis, testaceis, tarsis diverse nigris. Longueur: 3,5-4 mm.

Ebanga, en novembre (petite série).

Diffère du précédent, en outre de la coloration, par les intervalles des élytres nettement ponctués.

Siagrus bicoloripes n. sp.

Oblongus, nitidus, niger, supra viridescens aut cyanescens, labro et antennis ad basin testaceis, pedibus testaceis, femoribus apice, tibiis ad basin tarsisque nigris (forma typica), aut pedibus nigris (v. obscuripes). Capite sat fortiter, parum sparse punctato, oculis mediocris; antennis gracilibus, testaceis, apice nigris; thorace breve sat lato, lateraliter subarcuato, minute et sparse punctato; elytris thorace latioribus, elongatis, postice attenuatis, parum fortiter striato-punctatis, intervallis externe costulatis; pedibus elongatis, femoribus parum crassis, inermibus, posticis minute dentatis. Longueur: 4,5 mm.

Kuvangu (forma typica, un exemplaire; var., 2 exempl.).

Plus grand que le précédent et d'ailleurs très distinct par sa coloration générale foncée, membres exceptés, les intervalles externes costiformes.

Siagrus angolensis n. sp.

Oblongus, robustus, nitidus, nigro-metallicus, supra virescens, elytris paulo aeneis, labro antennisque ad basin testaceis. Capite mediocre et sparse punctato, oculis parum validis; antennis gracilibus et elongatis, testaceis, apice nigris; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, antice attenuato, minute et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, intervallis externe carinatis et reductis; pedibus elongatis, femoribus parum crassis et dentatis. Longueur: 5 mm.

Kuvangu (2 exemplaires).

Voisin du précédent, s'en distingue par sa forme plus robuste, la sculpture particulière des côtés des élytres.

Rhambastus atripennis n. sp.

Oblongus, robustus, nitidus, nigro-metallicus, antennis ad basin, capite, thorace, scutello, tibiis tarsisque rufis. Capite minute et sparse punctato, oculis mediocris; antennis elongatis et gracilibus; thorace breve et lato, antice attenuato, pro parte fortiter, pro parte minute et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, sat brevibus, lateraliter subarcuatis, postice attenuatis, substriatis et lineato-punctatis, punctis externe fortioribus; pedibus elongatis, gracilibus, femoribus distincte dentatis et fortiter punctatis. Longueur: près de 5 mm.

Kuvangu (un seul exemplaire).

Sans doute voisin de *R. nigripes* Jac.; il s'en distingue (ex. description) par les pattes bicolores, la ponctuation non uniforme du thorax, les élytres plutôt noirs que bleus.

Rhambastus testaceoapicalis n. sp.

Oblongus, robustus, nitidus, testaceus, antennis elytrisque nigris, his apice rufo-notatis. Capite minute et sparse punctato, medio reducte sulcatulo; antennis elongatis et gracilibus, testaceis, articulis 5 ultimis nigris; thorace breve et lato, antice attenuato, mediocre et sparse punctato; elytris thorace valde latioribus, sat

brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, lateraliter fortiter et pro parte reducte lineato punctatis; pedibus elongatis, femoribus minute dentatis. Longueur: près de 5 mm.

Kalukembe, en décembre (un exemplaire).

Diffère du précédent, en outre de la coloration concolore des pattes, par les élytres presque parallèles en avant et marqués de testacé au sommet.

Rhambastus rufohumeralis n. sp.

Oblongus, robustus, nitidus, rufo-testaceus, elytris nigro-violaceis, signaturis testaceis ornatis: macula humeralis, macula transversalis mediana, postice bifida, macula transversa apicalis. Capite minute et sparse punctato; elytris thorace distincte latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, lateraliter fortiter et pro parte reducte lineato punctatis; pedibus elongatis, femoribus inermibus. Longueur: 2 mm.

Kalukembe, en décembre (un exemplaire).

A placer près du précédent et dans le voisinage de *R. variabilis* Harold, caractérisé par les dessins clairs des élytres particuliers.

Rhambastus discoidalis n. sp.

Oblongus, sat robustus, nitidus, rufo-testaceus, elytris viride metallicis, in disco externe late testaceo vittatis, vitta ad humeros usque ad apicem prolongata. Capite antice sat dense, postice sparse et minute-punctato; antennis gracilibus; thorace breve et lato, antice attenuato, mediocre et sparse punctato; elytris thorace distincte latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, punctis lateraliter fortioribus; pedibus elongatis, femoribus posticis dentatis. Longueur: 4 mm. environ.

Kuvangu (2 exemplaires).

Un peu moins robuste que le précédent, très caractérisé par sa bande longitudinale claire à contours non réguliers.

Rhambastus rufocinctus n. sp.

Oblongus, sat robustus, nitidus, nigro-cyanescens, articulis basalibus antennarum testaceis, elytris lateraliter, antice latiore, testaceo marginatis. Capite inaequale et sparse punctato; antennis sat elongatis et gracilibus; thorace sat breve et lato, antice valde attenuato, diverse et sparse punctato; elytris thorace distincte

latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, fere instriatis sed lineato punctatis, punctis lateraliter sat minutis; pedibus parum crassis. Longueur: 3 mm. environ.

Bimbi, en octobre (un exemplaire).

Espèce très caractérisée et distincte, à première vue, par la bordure testacée des élytres non régulière, bien plus large en avant.

Rhambastus atriventris nov.

Oblongus, robustus, nitidus, rufus, infra corpore antennisque apice nigris, scutello elytrisque viride-metallicis. Capite mediocre et sparse punctato; thorace breve et lato, antice attenuato, diverse et sparse punctato; elytris thorace distincte latioribus, latis et brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis, punctis lateraliter fortioribus; pedibus sat elongatis, femoribus indentatis. Longueur: près de 4 mm.

Ebanga, en novembre (2 exemplaires).

Sans doute simple variété, à dessous du corps foncé, de *R. bicolor* Lef.

Rhambastus curtipennis n. sp.

Oblongo-subovatus, latus, sat brevis, nitidus, testaceus, elytris nigro-metallicis, postice et apice testaceo marginatis. Capite fortiter sat dense punctato; antennis elongatis, apice paulo latioribus; thorace breve et latissimo, lateraliter subarcuato, plus minusve fortiter non dense punctato; elytris thorace parum latioribus, brevibus, apice attenuatis, fere instriatis, intus pro parte regulariter, externe fortiter irregulariterque punctatis; pedibus elongatis, femoribus minute dentatis. Longueur: 4 mm.

Elendé, en novembre (un exemplaire).

Espèce très caractérisée par sa forme trapue conjointement à la ponctuation en partie irrégulière des élytres et ces organes marqués de clair postérieurement.

Rhambastus diversicolor nov.

Oblongo-subovatus, latus et brevis, nitidus, cyaneo-metallicus, supra viridescens, elytris aurato aut cupreo tinctis, viride marginatis, antennis ad basin testaceis. Capite sat minute non dense punctato; antennis gracilibus et elongatis; thorace breve et lato, antice attenuato, plus minusve fortiter et sparse punctato; elytris

thorace parum latioribus, brevibus, lateraliter subarcuatis, apice attenuatis, fere instriatis, pro parte irregulariter punctatis; pedibus sat brevibus, inermibus. Longueur: 3,5 mm.

Ebanga, en novembre (plusieurs exemplaires).

Par la ponctuation plutôt disposée irrégulièrement sur les élytres me paraît pouvoir être seulement une variété de *R. irregularis* Jac., en tout cas, à placer près de ce dernier.

Rhambastus metalliconotatus n. sp.

Oblongus, nitidus, infra niger, supra rufus, elytris nigro-cyaneo notatis: vitta suturalis, antice obliterata, margina lateralis, maculis elongatis duobus discoidalibus, in singulo, 1[a] basalis, 2[a] mediana, antennis testaceis, apice nigris, pedibus testaceis, femoribus nigris. Capite minute et sparse punctato; antennis gracilibus et elongatis; thorace breve et lato, antice valde attenuato, fortiter et sparse punctato; elytris thorace distincte latioribus, sat brevibus, postice attenuatis, striato-punctatis, punctis ad suturam minoribus; pedibus sat validis, femoribus minute dentatis. Longueur: 4 mm. environ.

Kuvangu (un exemplaire).

Peut se placer près de *R. melanostictus* Frm., mais les dessins des élytres ne sont pas noirs et sont différents.

Angoleumolpus n. gen.

Capite thorace immerso; antennis gracilibus, articulo 2° antennarum breve, 3° valde elongato; thorace transverso, lateraliter arcuato et marginato, angulis posticis fere rectis, anticis valde prominulis, elytris angustiore; tibiis integris, femoribus clavatis, multi spinulosis et distincte dentatis.

Ce nouveau genre, créé pour les deux espèces suivantes, rentrant dans les *Endocephalitae*, se distingue, au premier coup d'œil, par le deuxième article des antennes bien plus court que le troisième, et la structure des cuisses.

A placer près de *Dermoxanthus* Baly, genre représenté par des espèces (ex auctors) dont le corps est subcylindrique ou oblong allongé, et le thorax présente une fine carène sinueuse latérale.

Angoleumolpus nigrovittatus n. sp.

Oblongus, nitidus, rufo-testaceus, elytris in disco nigro vittatis (forma typica), aut nigris (var. invittatus), antennis apice, infra

corpore et pedibus pro majore parte nigris. Capite antice fortiter, postice minute et sparse punctato, medio minute foveolato; thorace breve et lato, lateraliter crenato, minute et sparse punctato; elytris thorace antice latioribus, postice paulo dilatatis, apice attenuatis, minute striato-punctatis, externe pro parte instriatis, distincte marginatis; pedibus parum elongatis, femoribus claviformibus, multi spinulosis et distincte dentatis. Longueur: 4 mm. environ.

Bimbi, en octobre (un exemplaire de la forme typique et un de la variété).

Angoleumolpus pallidicolor n. sp.

Oblongus, nitidus, testaceus, antennis apice nigris. Capite minute et sparse punctato, medio minute foveolato; antennis elongatis et gracilibus; thorace breve et lato, lateraliter arcuato, parum minute et sparse punctato; elytris thorace distincte latioribus, post medium paulo dilatatis, apice attenuatis, sat brevibus, minute striato-punctatis, externe pro parte instriatis, distincte marginatis; pedibus elongatis, femoribus claviformibus, multi spinulosis et fortiter dentatis. Longueur: 4-4,5 mm.

Ebanga, en novembre (2 exemplaires).

Diffère du précédent, en outre de la coloration, par les pattes plus longues.

IV. Sagrides.

Sagra angolensis n. sp. ♂

Oblongo-elongata, infra nitida, supra subopaca, aenea, antennis tarsisque viridibus. Capite diverse perforato-punctato, antice ruguloso; thorace breve, lateraliter fere recto, angulis anticis extus valde prominulis, alutaceo, diverse pro parte dense, foveolato-punctato, medio postice reducte sulcato; elytris thorace valde latioribus, elongatis, postice attenuatis, antice dense sat fortiter punctatis et plicatis, postice minute pro parte lineato-punctatis; pedibus 4 anticis robustis, tibiis diverse curvatis, femoribus intermediis forte dentatis, tibiis posticis elongatis, curvatis, ad basin et ante apicem minute dentatis, femoribus posticis ad basin luteo pilosis, elytris longe superantibus, ante apicem fortiter dentatis. Long.: 17 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Paraît voisin de *S. haffligeri* Weise et s'en distingue au moins par la structure différente des pattes postérieures. Les angles du thorax fortement projetés en dehors.

J'attribue à cette espèce, comme ♀, un exemplaire de forme un peu plus courte, à cuisses postérieures multi denticulées, non prolongées au delà du corps avec les rangées de points plus distinctes sur le milieu des élytres.

Sagra minor n. sp. ♂.

Oblonga, sat brevis, postice attenuata, infra nitida, supra subopaca, cuprea, antennis apice nigris et opacis, tarsis nigro-violaceis. Capite postice diverse punctato, antice pro parte ruguloso; thorace breve, lateraliter fere recto, angulis anticis extus valde prominulis, alutaceo, diverse plus minusve sparse foveolato-punctato, medio laeve, postice reducte sulcato; elytris thorace valde latioribus, brevibus, postice valde attenuatis, antice dense sat fortiter punctatis et plicatis, ad medium et postice distincte striatis, intervallis punctatis et plicatis, apice irregulariter punctatis; pedibus robustis, tibiis anticis et intermediis deplanatis, externe sulcatis et carinatis; femoribus intermediis inermibus, pedibus posticis elytris superantibus, femoribus apice 4 dentatis et ad basin pubescentibus, tibiis curvatis, intus apice longe ciliatis et ante apicem longe lobatis. Longueur: 13 mm.

Kuvangu (un exemplaire).

Voisin du précédent, plus court avec la sculpture élytrale différente, les tibias postérieurs autrement conformés.

V. Clytrides.

Antipa (Phoenicodera) monardi n. sp. ♂.

Oblonga, postice attenuata, nitida, elytris subopacis, nigra, antennis ad basin thoraceque rufis, elytris testaceis, in singulo et in disco nigro (1,1) bimaculatis. Capite robusto, diverse punctato, pubescente; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, medio impresso, fortiter et irregulariter punctato; elytris thorace non latioribus, sat elongatis, postice attenuatis, fortiter et sparse pro parte lineato punctatis; infra corpore argenteo pubescente; pedibus elongatis, anticis longioribus, tibiis curvatis. Longueur: 8 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Diffère de *A. variicollis* Lac. par les macules des élytres au nombre de deux, disposées longitudinalement, les pattes toutes noires, la tête noire.

Antipa (Phoenicodera) nigrovittata n. sp. ♀.

Oblonga, nitida, elytris subopacis, nigra, antennis ad basin thoraceque rufis, elytris testaceis, in singulo signaturis nigris ornatis: fascia transversa basalis, macula humeralis, linea mediana longitudinalis, punctum minutum post medium. Longueur: 8 mm.

Bimbi (un exemplaire):

En plus des dessins noirs différents, se distingue du précédent par sa tête plus petite, son thorax plus étroit que les élytres, ces derniers étant subparallèles et les pattes antérieures non plus longues que les autres.

Antipa (Phoenicodera) metallica n. sp. ♀.

Angustata, parallela, nitida, capite et infra corpore argenteo pubescentibus, nigro-metallica, supra viridis et cyanescens, antennis ad basin, thorace circa pro parte, tibiisque testaceis, tarsis nigris, articulo 1° ad basin testaceo. Capite parum et sparse punctato; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, minute et sparse punctato; elytris thorace non latioribus, elongatis, subparallelis, apice attenuatis, fortiter sat dense punctatis; pedibus gracilibus et elongatis. Longueur: 5,5 mm.

Kalukembe (un exemplaire).

Espèce très distincte par sa coloration métallique avec le thorax bordé de testacé latéralement, sur les côtés antérieurs et postérieurs.

Protoclytra 5-maculata n. sp. ♂.

Oblongo-elongata, postice attenuata, nitida, capite, thorace et infra corpore argenteo pubescentibus, nigra, thorace antice transverse testaceo fasciato, elytris testaceis, in singulo nigro quinque (2, 2, 1) maculatis. Capite elongato, sat robusto, dense punctato; thorace breve et lato, fortiter et dense punctato; elytris thorace non latioribus, sat brevibus, antice dilatatis, fortiter irregulariter, sat dense punctatis, postice reducte plicatis; pedibus elongatis et gracilibus, anticis longioribus. Longueur: 7 mm.

Bimbi (1 exemplaire).

Voisin de *P. abyssinica* Lef., élytres non fasciés mais ornés de macules nettement séparées.

Protoclytra marginata n. sp. ♀.

Oblongo-elongata, subparallela, nitida, capite et infra corpore argenteo pubescentibus, nigra, antennis ad basin thoraceque rufis, illo postice nigro marginato, elytris nigris, lateraliter et apice late testaceo marginatis, sutura pro parte anguste testacea. Capite breve, diverse punctato, medio sulcato; thorace breve et lato, transverso, supra impresso, fortiter et inaequale punctato; elytris thorace paulo latioribus, elongatis, postice attenuatis, dense et fortiter punctatis, postice fere implicatis; pedibus gracilibus, parum elongatis. Longueur: 6 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Espèce des plus distinctes par sa particulière coloration élytrale.

Protoclytra subconvexa n. sp. ♀.

Elongata, subconvexa, nitida, nigra, capite antice, thorace elytrisque rufis et nigro maculatis, membris nigris, antennis ad basin et femoribus ad basin rufis, infra corpore griseo pubescente. Capite minuto, fortiter et dense punctato, antennis brevibus, dentatis; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, fortiter non dense punctato, in disco nigro binotato, postice medio transverse sulcato; elytris thorace non latioribus, elongatis, postice attenuatis, fortiter et irregulariter punctatis, postice paulo plicatis, ad basin transverse plicatulis, in singulo quinque nigro maculatis: macula humeralis, maculis duabus anticis obliquate dispositis, maculis duabus posticis obliquate dispositis; pedibus gracilibus, parum elongatis. Longueur: 7 mm. Bimbi.

Espèce très distincte par ses macules élytrales particulières, le corps un peu convexe. Placée dubitativement, faute de connaître le ♂, dans le genre *Protoclytra* W.

Peploptera monardi Pic.

Cette espèce, décrite en 1931, et que l'on reconnaît, à première vue, par son thorax noir, largement testacé sur les côtés, est variable.

Je nomme les principales aberrations suivantes :

Bande latérale noire jointe à la macule humérale (ab. *externe juncta)*.

Bandes latérale et suturale noires jointes entre elles postérieurement par une bande transversale noire supplémentaire (ab. *subfasciata)*.

La bande latérale noire oblitérée (ab. *suturalis)*.

Les bandes latérale et suturale noires oblitérées, élytres ayant seulement une macule humérale noire avec un bord apical foncé (ab. *nigrohumeralis)*.

L'espèce a été recueillie à Elende, Ebanga, Bimbi, Kalukembe et Kuvangu.

Peploptera suturalis Clav. var. *cincticollis* mihi.

Les exemplaires de l'Angola ont les pattes entièrement foncées.

Varie par le thorax noir, diversement marqué de roux. On peut séparer, comme aberrations principales, de cette espèce, les trois modifications suivantes, originaires de Bimbi et représentées par plusieurs exemplaires:

Elytres à dessins normaux, mais thorax roux, bordé de noir (var. *cincticollis)*.

Elytres ayant la bande latérale noire oblitérée, ces organes étant étroitement marginés de noir postérieurement (ab. *obliterata)*.

Elytres testacés, à macule humérale noire et bordure postérieure noire, thorax noir avec 2 macules rousses de chaque côté (ab. *atrohumeralis)*.

Peploptera nigripes n. sp.

Oblongo-elongata, subparallela, nitida, capite et infra corpore argenteo pubescentibus, nigra, antennis ad basin thoraceque rufis, elytris testaceis, ad humeros nigro maculatis. Capite inaequale punctato, medio impresso; thorace breve et lato, lateraliter fere recto, antice attenuato, fortiter et inaequale punctato; elytris thorace paulo latioribus, elongatis, ad humeros latioribus, apice breve attenuatis, sat fortiter non dense punctatis; pedibus brevibus, sat robustis. Longueur: 7 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Diffère de *P. acromialis* Lef., dont il a la même coloration générale, par les pattes entièrement foncées.

Peploptera inhumeralis n. sp.

Oblongo-elongata, postice valde attenuata, nitida, capite et infra corpore argenteo pubescente, nigra, antennis ad basin et thorace

rufis, elytris pallidioribus. Capite inaequale punctato, pro parte ruguloso, inter oculos impresso, in vertice sulcato; thorace breve et lato, medio valde dilatato-subarcuato, elytris latiore, parum fortiter et sparse punctato; elytris elongatis, postice attenuatis, parum fortiter non dense punctatis; pedibus robustis, sat brevibus. Longueur: 10 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Espèce nettement caractérisée par le thorax dilaté latéralement et les élytres concolores, sans macule humérale.

Clytra monardi n. sp.

Oblongo-elongata, nitida, infra argenteo pubescens, nigra, articulo 3° antennarum rufescente, elytris luteis, ad humeros et apice reducte nigro notatis, ante apicem reducte nigro fasciatis. Capite diverse punctato, inter oculos diverse impresso; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, minute et sparse punctato; elytris thorace paulo latioribus, lateraliter subsinuatis, postice attenuatis, diverse irregulariter non dense punctatis. Longueur: 10-12 mm.

Bimbi (3 exemplaires).

Paraît voisin (ex description) de *C. laterofasciata* Qued., et en différer au moins par la suture claire, le bord marginal non marqué de foncé, sauf au sommet.

Clytra nigrohumeralis n. sp.

Oblongo-elongata, nitida, infra argenteo pubescens, nigra, articulis 2-3 antennarum rufescentibus, elytris luteis, ad humeros nigro maculatis, ad apicem reducte nigro notatis. Capite diverse punctato, medio subplicato et impresso; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, minute et sparse punctato; elytris thorace paulo latioribus, antice paulo dilatatis, ad medium subparallelis, apice attenuatis, minute sparse et irregulariter punctatis. Longueur: 9 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Sans doute voisin de *C. scutellaris* W. et s'en distinguant au moins par les épaules marquées de noir.

Clytra uniinterrupta n. sp.

Oblongo-elongata, nitida, infra corpore argenteo pubescens, nigra, articulis 2-3 antennarum rufis, thorace antice transverse

sinuate rufo-fasciato, elytris testaceis, in singulo signaturis nigris ornatis: macula humeralis grandis, maculis duabus postmedium, externa elongata, interna subrotundata, macula apicalis ad maculam lateralis lateraliter juncta, sutura, antice excepta, nigra. Capite postice late opaco, antice nitido et fortiter punctato; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, diverse, pro parte sat dense punctato; elytris elongatis, thorace distincte latioribus, subsinuatis, postice attenuatis, parum fortiter, irregulariter et sparse punctatis. Longueur: 14 mm.

Bimbi (un exemplaire).

Espèce caractérisée par la sculpture particulière de la tête conjointement à ses dessins élytraux. Peut se placer près de *C. walbergi* Laf. dont les dessins noirs des élytres sont autrement disposés.

Clytra angolensis n. sp.

Elongata et angustata, nitida, supra fortiter punctata, infra argenteo pubescente, nigra, thorace elytrisque testaceis, his in singulo signaturis nigris ornatis: macula humeralis, macula antemediana discoidalis, macula transversa postmediana (forma typica), maculis antemediana et postmediana aliquot junctis (v. nov. *unijuncta*), antennis ad basin, tibiis tarsisque testaceis. Longueur: 5-6 mm.

Ebanga, Elende, Bimbi, etc. (série d'exemplaires).

Très voisin de *C. notata* Klug. par son faciès, s'en distingue, à première vue, par les pattes non entièrement noires, l'apex des élytres jamais marqué de foncé, la ponctuation normale quoique forte sur les élytres.

Cyaniris decora Lef. v. nov. *angolensis*.

Oblonga, parum nitida, nigro-metallica aut viridescens, capite inter oculos rufo maculato, thorace rufo, elytris testaceis, signaturis viridibus ornatis, antennis ad basin, tibiis et articulo 1° tarsarum ad basin testaceis. Longueur: 5 à 5,5 mm.

Kalukembe (une dizaine d'exemplaires variables).

La variété nouvelle se distingue, à première vue, de la forme typique de Benguella, par la tête maculée de roux tandis que le labre est foncé. A distinguer les aberrations principales suivantes, étant donné que la nuance typique a 4 macules (1, 1, 2), dont une humérale, verdâtres: macula humeralis et macula discoidalis con-

junctis (ab. *externejuncta*) ; maculis duabus posticis conjunctis (ab. *internejuncta*) ; maculis duabus anticis conjunctis et maculis duabus posticis conjunctis (ab. *bisbiconjuncta*) ; maculis lateraliter late junctis (ab. *laterojuncta*).

Coptocephala luteoapicalis n. sp.

Oblonga, nitida, infra argenteo pubescens, nigro-metallica, pro parte cyanea, labro, antennis ad basin et thorace lateraliter late rufis, elytris cyaneis, ad basin externe arcuate et reducte luteo fasciatis, ad apicem luteo notatis. Capite robusto et valido ♂, aut mediocre ♀; thorace breve et lato, parum punctato, supra transverse sulcato; elytris thorace non latioribus, elongatis, postice attenuatis, fortiter sat dense punctatis, apice parum punctatis; pedibus parum gracilibus, sat elongatis. Longueur: 5-5,5 mm.

Kalukembe, Ebanga (1 ♂ et 2 ♀).

Paraît voisin de *C. viridemaculata* Sch., mais coloration élytrale tout autre, thorax avec le milieu foncé.

Coptocephala nigrosignata n. sp.

Oblongo-elongata, nitida, infra griseo pubescens, nigro-metallica, thorace elytrisque testaceis, signaturis nigris aut nigro-viridibus ornatis, tibiis testaceis, apice nigris. Capite robusto ♂, aut mediocre ♀, pro parte fortiter punctato, in vertice fere laeve; thorace breve et lato, sat fortiter et sparse punctato, ad basin diverse nigro trinotato; elytris thorace non latioribus, elongatis, postice attenuatis, fortiter sat dense punctatis; pedibus parum gracilibus, sat elongatis. Longueur: 4,5-7 mm.

Ebanga, Elende, Bimbi (petite série d'exemplaires variables).

A placer près de *C. bituberculata* Weise avec un plus grand nombre de signes noirs aux élytres, ceux-ci disposés sur deux rangées longitudinales, et le thorax maculé.

Les principales modifications de cette espèce se distinguent ainsi qu'il suit:

1. Elytres ayant, sur les côtés, une bande complète ou interrompue vers le milieu 2
— Elytres simplement maculés (ayant 2 rangées de 3 taches) ab. *multimaculata*

2. Bande latérale interrompue vers le milieu 4
— Bande latérale complète (plus ou moins sinuée, mais n'atteignant pas le sommet) 3
3. Elytres ayant 3 macules internes . . . . (forma typica)
— Elytres ayant les 2 macules antérieures jointes ab. *anticejuncta*
4. Elytres ayant 3 macules internes . . . ab. *internedisjuncta*
— Elytres ayant les 2 macules internes antérieures jointes ab. *internejuncta*.

Coptocephala monardi n. sp. ♂.

Sat angustata, nitida, infra argenteo pubescens, nigro-metallica, labro, antennis ad basin, thorace, scutello tibiisque pro majore parte rufis, elytris testaceis, ad suturam et externe viride vittatis, vittis apice obliteratis. Capite robusto, medio diverse impresso, in vertice fere laeve; thorace breve et lato, minute punctato; elytris thorace non latioribus, parum elongatis, apice attenuatis, parum fortiter et dense punctatis; pedibus parum gracilibus, sat elongatis. Longueur: 4 mm. environ.

Bimbi (2 exemplaires).

Mime *Cyaniris vittata* Lef., mais la tête du ♂ est grosse, le labre testacé, etc.

Coptocephala innotatipennis n. sp. ♂.

Sat angustata, postice longe attenuata, infra argenteo pubescens, nitida, elytris fere opacis, nigro-metallica, capite antice, antennis ad basin, thorace, elytris pedibusque (femoribus pro majore parte nigris) testaceis. Capite robusto, pro parte dense punctato, pro parte fere laeve; thorace breve et lato, subalutaceo, minute sat dense punctato, testaceo, postice medio reducte piceo maculato; elytris thorace non latioribus, elongatis, postice valde attenuatis, minute et dense punctatis; pedibus parum robustis. Longueur: près de 6 mm.

Kalukembe (un exemplaire).

Espèce bien caractérisée et reconnaissable, à première vue, à ses élytres concolores testacés.

Tome 46, nº 5. — Janvier 1939.

Contribution au sous-genre *Alaopone* Emery

par

F. SANTSCHI

Avec 18 figures dans le texte. [1]

Depuis la monographie des Dorylines que publia C. EMERY en 1895, un certain nombre d'adjonctions ont été faites au sous-genre *Alaopone* et la clé analytique, déjà si utile, alors établie par cet auteur devient actuellement insuffisante. Je pense qu'il est temps de réunir ces matériaux épars sous forme d'une petite revision comprenant quelques rectifications, descriptions de formes nouvelles et une clé analytique du mâle des Alaopones africains.

Ce qui rend particulièrement ardu la systhématique des Dorylines, c'est d'une part, le polymorphisme très poussé des femelles, ouvrières et mâles de cette sous-famille, et, d'autre part, leur vie ordinairement hypogée, ce qui rend la découverte des fourmilières avec la présence des sexués un fait toujours rare et fortuit. Cela s'applique tout particulièrement aux Alaopones dont on ne connaît jusqu'ici aucune espèce où toutes les castes ♂, ♀ et ☿ soient rigoureusement identifiées. Pour une seule, le *D. (A.) conradti* Em. (1895) on connaît avec certitude la reine et l'ouvrière parce qu'elles furent capturées ensemble dans le nid. Chez trois autres espèces, le *D. (A.) orientalis* Westw. asiatique et les *D. (A.) aethiops* Em. et *D. (A.) montanus* Sants. africaines, on admet l'identité du mâle et de l'ouvrière. Mais cette identification n'est pas rigoureu-

[1] Par suite d'une erreur, le chiffre 14 a été omis lors de la numérotation des figures.

sement certaine, car elle ne repose que sur des considérations géographiques, non encore confirmées par la capture simultanée au nid.

C'est ainsi que pour le *D. orientalis*, ce sont les *D. (A.) curtisi* Shuck. et *oberthueri* Em. que Forel (1901) a admis en synonymie, cela en se basant sur l'analogie de leur habitat. Mais le *D. orientalis* est actuellement représenté par au moins trois sous-espèces. A laquelle de celles-ci se rapportent les ouvrières susnommées ? D'autre part, W. M. Wheeler a décrit (1913) une ouvrière de Birmanie, le *D. (A.) vishnui*, qui peut aussi prétendre à l'identité d'une des sous-espèces de *orientalis*.

Quant à l'espèce africaine, *A. aethiopicus*, il y a de plus fortes probabilités, quoique également basées sur des raisons géographiques, à ce que le mâle, décrit par Emery (1895), soit celui de l'ouvrière décrite par Forel (1907, p. 201) et découverte près de Kairouan, par moi-même d'abord, puis retrouvée par d'autres en divers points de l'Afrique mineure. En effet, on ne connaît pas d'autre Alaopone dans tout ce territoire où le mâle *aethiopicus* n'est pas très rare, plus rare sans doute que le *D. (Typhlopone) fulvus* West., et, du reste, répandu dans presque tout l'hémisphère nord de l'Afrique. Durant 35 ans que je m'occupe des Formicides en Tunisie, je n'ai vu qu'une fois ces mâles sortir d'une écurie dont le fumier cachait quelques ouvrières, mais le propriétaire ne me donna pas l'autorisation d'y faire des recherches sérieuses pour y trouver le nid supposé. Donc, cette observation, bien qu'incomplète, réduit au minimum les doutes qui peuvent subsister sur la parenté de ces mâles avec ces ouvrières.

Les ouvrières de *aethiopicus* ont aussi été trouvées près d'autres fumiers comme parfois pour d'autres *Dorylus*, mais elles se trouvent aussi dans des lieux différents. C'est ainsi que je les ai surprises deux fois près de l'oued Zeroud, au sud de Kairouan, la première fois dans le lit du cours d'eau dont elles fuyaient la crue, une autre fois creusant leurs galeries dans la berge. J'avais alors essayé des pièges consistant en boîtes contenant des morceaux de viande, avec des orifices assez larges pour admettre l'éventuel passage d'une reine, le tout placé et enfoui près des galeries, mais le résultat demeura négatif.

Quant à la deuxième espèce africaine, le *D. (A.) montanus* Sants., le mâle et l'ouvrière ont été récoltés par MM. Alluaud et Jeannel

sur le Kilimandjaro, mais en des points et à des dates différents. Cette espèce étant jusqu'ici la seule rencontrée dans ce massif montagneux, j'ai cru pouvoir en déduire l'identité. J'en doute fort maintenant, car on connaît plus d'une *Alaopone* habitant l'Afrique orientale et de ce fait pouvant entrer en compétition avec les exemplaires du Kilimandjaro. Ce sont les *D. (A.) attenuatus*, *diadema*, *atriceps*, *katanensis* et *buyssoni*. Cette dernière espèce plus que les autres, car elle provient de Nairobi, dans la plaine qui sépare cette montagne du Kénya.

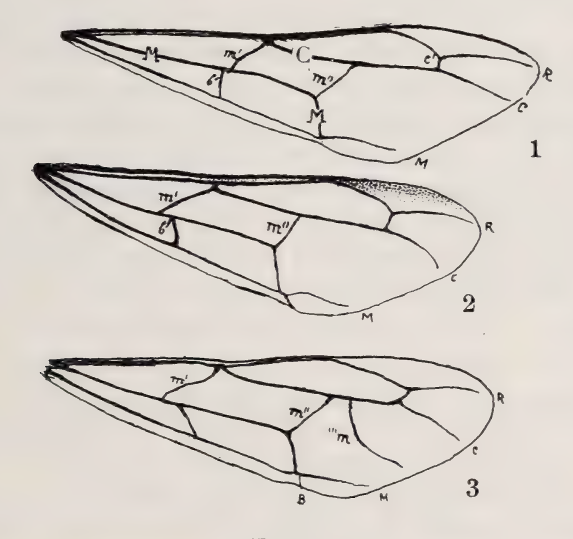


Fig. 1 à 3.

Ailes de: 1. *Dorylus (Typhlopone) fulvus* West., v. *juvenculus* Shuck. — 2. *D. (Alaopone) aethiopicus* Em. (exemplaire du Soudan). — 3. *D. (Rhogmus) fimbriatus* Shuck., v. *laevipodex* Sants.

Nervures: M = medius ou tronc médian; B = brachius ou tronc brachial; C = cubitus ou branche cubitale; R = radius ou branche radiale. m', m'', m''' = première, deuxième et troisième cellule et trabécule médian; b' = première cellule et trabécule brachial; b'' = deuxième cellule brachiale close par le troisième secteur du médian uni directement au brachial; c' = premier trabécule et cellule cubitale.

En résumé, sur 26 formes actuellement connues d'Alaopones, 19 ne sont décrites que sur le mâle seul, 3 sur l'ouvrière seule, une sur la femelle et l'ouvrière et 3, mais avec plus ou moins de doutes, sur le mâle et l'ouvrière.

L'aile du genre *Dorylus* se distingue de celle de tous les autres Dorylines, et même des autres Formicides, par le fait que le premier trabécule médian (nervule basale) ne part pas du trajet de la branche cubitale (cubitus) comme c'est la règle ordinaire, mais du point de départ de cette branche sur le tronc subcostal, ou, avec quelques légers déplacements soit sur le subcostal soit sur le cubitus. Il résulte de cela que le cubitus y montre sa véritable origine sur le subcostal et que, comme je l'ai montré ailleurs (1933), son premier secteur a été confondu en une seule nervule avec le premier trabécule médian sous le nom de nervule basale.

Ce premier trabécule médian présente un autre intérêt pour la classification des sous-genres de *Dorylus*. Cela suivant son abouchement en deux points différents sur le tronc médian. Chez les quatre premiers sous-genres: *Dichthadia*, *Dorylus*, *Anomma* et *Typhlopone* (fig. 1), l'insertion a lieu après ou tout au plus et rarement sur celle du premier trabécule brachial (transverso-médiane), tandis que chez les sous-genres *Rhogmus* et *Alaopone* (fig. 2 et 3), cette insertion se fait avant le trabécule brachial, c'est-à-dire plus près de la base de l'aile. Le sous-genre *Rhogmus* diffère de *Alaopone* par la présence, chez le premier, du troisième trabécule médian (2me récurrente). Cette nervule a perdu son anastomose avec le tronc médian et forme un appendice au cubitus. Le tronc médian a, d'autre part, dans le genre *Dorylus*, absorbé le deuxième trabécule brachial et s'abouche directement avec le tronc brachial réalisant de leur côté ce que font le cubitus et le radius dans le système alaire désigné par Emery: type *Formica*, en absorbant le trabécule cubital présent dans son type *Solenopsis*.

Il résulte de cela que la deuxième cellule brachiale est fermée, non par le deuxième trabécule brachial, comme c'est le cas chez la plupart des Hyménoptères autres que les Formicides, mais par le tronc médian lui-même. Cette disposition réalise donc, chez le genre *Dorylus*, un stade intermédiaire entre le type représenté chez la plupart des Hyménoptères où le trabécule brachial est bien développé et ferme la deuxième cellule brachiale, et le type que représente de nombreux Formicides où ce trabécule non seulement disparaît, mais où le médius se détache complètement du tronc brachial, ouvrant la deuxième cellule brachiale, et ne gardant comme souvenir de cette ancienne attache que le coude ou l'angle caractéristique que fait cette nervure vers cet endroit.

LISTE DES ESPÈCES

AFRIQUE.

acutus Sants. 1937 ♂.
aethiopicus Em. 1895 ♂, 1907 ☿.
atriceps Shuck. 1859 ♂.
attenuatus Shuck. 1840 ♂.
st. *bondroiti* Sants. 1912 ♂.
st. *australis* Sants. 1919 ☿.
st. *latinodis* For. 1919 ♂.
? v. *umbratipennis* For. 1890 ♂.
v. *acuminatus* Em. 1890 ♂.
buyssoni Sants. 1910 ♂.
v. *conjugens* Sants. 1910 ♂.
brevis Sants. 1919 ♂.
conradti Em. 1895 ☿, ♀.
v. *berlandi* Sants. 1926 ☿.
diadema Gerst. 1858 ♂.
v. *fusciceps* Em. 1910 ♂.
st. *arnoldi* For. 1914 ♂.
distinctus Sants, 1910 ♂.
ductor n. sp. ♂.
katanensis Stitz. 1911 ♂.
montanus Sants. 1910 ♂, 1914 ☿.

ASIE.

orientalis Westw. 1835 ♂.
? *curtisi* Shuck. 1840 ☿.
? *oberthueri* Em. 1881 ☿.
v. *obscuriceps* Sants. 1920 ♂.
st. *fuscus* Em. 1889 ♂.
st. *longicornis* Shuck. 1840 ♂.
vishnui Wheel. 1913 ☿.

DESCRIPTIONS ET RECTIFICATIONS

Dorylus (Alaopone) katanensis (Stitz)
(= *D. (A.) atriceps* v. *katanensis* Stitz 1911, p. 375).
(Fig. 10, 11, 18)

♂. STITZ a décrit cette forme sur un exemplaire unique de Ebene, au sud du lac Albert-Edouard, en la considérant comme une simple variété de *A. atriceps* Shuck. Elle en diffère cependant à première vue par la longue pilosité du thorax qui manque chez *atriceps*. L'armure génitale ressemble beaucoup à celle de cette espèce. Les volcelles sont presque identiques. Les branches du stipe, vu de dessus, sont aussi parallèles, mais les extrémités légèrement moins arrondies, plus obliquement coupées dans leur bord interne, faisant transition à celles de *aethiopicus*. Leur bout est entièrement frangé. L'encoche de l'échancrure latérale du stipe moins profonde. Le devant de la tête est d'un brun plus ou moins foncé. Longueur totale 20 à 22 mm. Largeur du thorax 3,2 à

3,3 mm. Sa longueur 6,5 mm. Largeur de la tête 3,3 mm. Longueur de l'aile antérieure 15 à 16 mm. Celle-ci est d'un brun très dilué, sauf la région du pterostigma qui est d'un brun assez foncé ainsi que les nervures.

Bitshumbi (Lac Edouard), 16-17 octobre 1933, 15 ♂ (G. F. DE WITTE), Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique.

Cette espèce se distingue de tous les autres Alaopones par son vertex glabre et son thorax abondamment pourvu de longs poils un peu obliques.

D. (A.) attenuatus Shuckard
(? = *attenuatus* v. *umbratipennis* Forel 1909, p. 53. ♂.

Cette variété a été décrite seulement sur la couleur « brune » des ailes que Forel compare au type en écrivant que chez celui-ci elles sont « subhyalines, un peu jaunâtres » ce qui ne paraît pas exact puisque SCHUCKARD écrit au contraire « Wings obscure, their nervures redish brown » (SHUCK. 1840, p. 322. ARNOLD 1915, p. 135). L'exemplaire de FOREL serait de Vivi, Bas-Congo. J'en possède un de Brazzaville qui correspond à la description du type avec les ailes obscures. Je me demande quel est l'exemplaire pris comme typique et sur lequel FOREL a basé sa comparaison ?

D. (A.) attenuatus st. *bondroiti* (Sant.)
(= *D. (A.) montanus* Sants. v. *bondroiti* Santschi 1912, p. 162).

(Fig. 15)

Un caractère qui me paraît important, l'échancrure latérale du stipe, atteint, chez *bondroiti*, près des trois quarts de la longueur de l'organe, plus que chez *attenuatus*, tandis que chez *montanus* elle dépasse de peu son milieu. Les volcelles, vues de dessus, dépassent largement le bout du stipe, plus que chez *attenuatus*. Celui-ci est entièrement frangé. Diffère de *attenuatus*, outre sa plus grande robustesse qui rapproche fort *latinodis* de *bondroiti*, par le scutellum aussi pileux que le mésonotum et sans sillon médian. A part la tête qui paraît plus étroite je ne trouve que de légères différences de couleurs entre la description de *D. latinodis* For. et *bondroiti*, et il se pourrait, quand une comparaison des types pourra s'effectuer, que le premier ne soit qu'une variété du dernier.

Dorylus (Alaopone) ductor n. sp.

(Fig. 8, 9 et 17)

♂. Long 20 à 22 mm. Largeur de la tête 3,5 mm., du thorax 4,5 mm., sa longueur 7,3 mm. Roux fauve. Tête, métanotum et bord postérieur du scutellum brun foncé. Appendices brun rougeâtre. Mandibules en grande partie rembrunies. Mat ou submat suivant la pubescence qui est partout dense et courte. Appendices luisants, lisses. Pilosité dressée dense sur le vertex, le dessus du pronotum, du mésonotum, le bord postérieur de l'épinotum, le

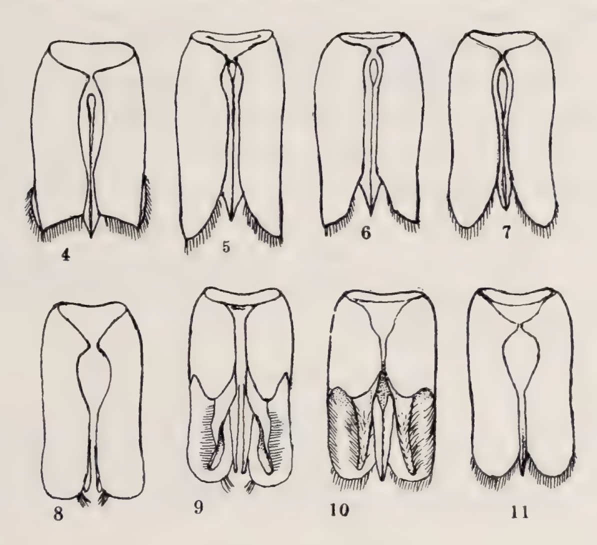


Fig. 4 à 11.

Armure génitale des mâles de *Alaopone:* 4. *distinctus* Sants. — 5. *buyssoni* Sants. — 6. var. *conjugens* Sants. — 7. *aethiopicus* Em. — 8 et 9. *ductor* Sants. — 10 et 11. *katanensis* Stitz (9 et 10 vue de dessous, les autres vus de dessus).

dessous du thorax et le pétiole. Tête un peu plus étroite et un peu plus haute, les yeux moins convexes que chez *attenuatus*. Le bord postérieur de la tête, vu de façon à ce que sa ligne corresponde à la base des ocelles latéraux, est un peu arquée, moins que chez *attenuatus*. Face postérieure de la tête très peu convexe sauf vers les côtés. Les ocelles latéraux sont distants des yeux composés d'environ une fois et demi leur diamètre. Sillon frontal moins accusé que chez *attenuatus* et un peu plus que chez *aethiopicus*. Scape comme chez *attenuatus*. Deuxième article du funicule un peu plus large que long et un peu plus long que la moitié du précédent.

Mandibules plus longues et surtout beaucoup plus échancrées sur leur bord interne que chez *attenuatus*. Thorax plus robuste, pronotum plus avancé et épinotum moins rétréci derrière que chez cette dernière espèce. Le nœud du pétiole est presque aussi long que large, les angles antérieurs plus arrondis que les postérieurs, et environ un tiers plus étroits que le segment suivant. Celui-ci un peu plus arrondi devant que chez *attenuatus*. L'armure génitale, vue de dessus, ressemble beaucoup à celle de *A. atriceps*, le bout du stipe est aussi arrondi, mais moins divergent. L'échancrure latérale moins concave, mais l'encoche de la base à peu près identique. Les volcelles légèrement bisinueuses et moins arquées vers le bout que chez *atriceps* et de la même longueur. La lame sous-génitale plus large, le fond de sa fourche atteint sa partie la plus large (loin de l'atteindre chez *atriceps*). La frange du bout du stipe se réduit à une simple touffe. Yeux noirs, ocelles rougeâtres. Les ailes manquent dans mon unique exemplaire.

Congo (du Buysson), 1♂ reçu autrefois sous le nom de *D. attenuatus*. L'examen de l'armure génitale montre qu'il s'agit d'une espèce distincte.

D. (A.) diadema Gerst. (1858, p. 261).

Forel (1909*b*, p. 309) a redécrit avec soin cette forme sur le type de Gerstaecker. Ni Emery (1910), ni Wheeler (1922), n'ont cité cette importante description dans leurs listes des *Dorylus* africains.

D. (A.) acutus Sants.
(= *D. (A.) diadema* Gerst. st. *acutus* Sants. (1937, p. 49).

Je dois élever au rang d'espèce cette forme que j'avais d'abord rattachée à *diadema* en raison des caractères assez voisins de leur genitaliae. Mais la pilosité de la tête et du thorax, longue et assez touffue, sépare nettement les deux formes. La valeur de la pilosité dans ce sous-genre a paru assez importante à Emery pour qu'il l'utilise comme caractère principal à la distinction de deux sous-genres (1895), 1° *Alaopone*, avec le thorax et le vertex garnis de longs poils dressés, et 2° *Shuckardia* Em., ne possédant pas cette pilosité. Ce dernier sous-genre n'a pas été maintenu dans la suite, mais la valeur de la pilosité, au moins au point de vue spécifique, n'en persiste pas moins. Je complète donc ici la diagnose de *A. acutus*. ♂.

Long: 21 à 22 mm. Largeur de la tête 3,4 à 3,5 mm., du thorax 4,2 mm., sa longueur 7 mm., de l'aile supérieure 19 mm., jaune brunâtre avec les nervures brun foncé. Corps roux fauve, tête noir brunâtre, la face occipitale noire. Appendices brun rougeâtre et luisants. Funicule, moins ses deux premiers articles, plus mat et plus roussâtre en raison de sa courte pubescence. Ocelles et épistome rouges, celui-ci mat. Le reste submat ou assez luisant selon la disposition de la pubescence qui est très fine et forme

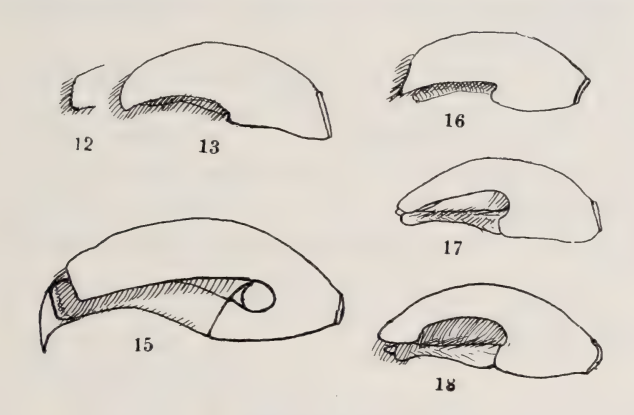


Fig. 12 à 18.

Vue latérale des armures génitales de : 12. v. *conjugens* Sants. — 13. *buyssoni* Sants. — 15. *attenuatus* st. *bondroiti* Sants. — 16. *distinctus* Sants. — 17. *ductor* Sants. — 18. *katanensis* Stitz.

pelisse sur le thorax et l'abdomen. En outre, de nombreux poils dressés sont disposés sur le vertex, le pronotum, le mésonotum, le bord postérieur de l'épinotum, le dessous du thorax et dessus et dessous du pétiole.

Tête comme chez *attenuatus* mais les yeux moins convexes. Vue du côté des ocelles, qui sont plus rapprochés, la tête est plus courte d'avant en arrière et plus convexe sur sa face postérieure que chez *attenuatus*. Sillon frontal beaucoup moins profond que chez cette espèce et *diadema*. Bord interne des mandibules aussi fortement échancré que chez cette dernière, le bout plus acuminé. Thorax plus robuste que chez *attenuatus*, l'épinotum plus large mais pas plus long. Pétiole aussi large et un peu plus long que chez *attenuatus*, les angles antérieurs brèvement arrondis.

Congo belge (Gaffart), 2 ♂, un au Muséum de Paris.

CLÉ ANALYTIQUE DES MALES DU SOUS-GENRE *ALAOPONE*

Espèce d'Afrique.

1. Promésonotum couvert d'une abondante pilosité dressée . . . 2
— Promésonotum seulement pubescent (ancien sous-genre *Shuckardia* Em.) 10
2. Vertex plus ou moins orné de longs poils dressés, surtout autour des ocelles 3
— Vertex sans poils dressés . . . . sp. *katanensis* Stitz
3. Vu de profil, le fond de l'échancrure latérale du stipe atteint environ le tiers basal de l'organe 4
— Cette échancrure ne dépasse pas ou de peu le milieu de l'organe 9
4. Vu de dessus, l'extrémité du stipe est arrondie et diverge. Ailes obscures . . . . sp. *attenuatus* Shuc. (= v. *umbratipennis* For.).
— L'extrémité du stipe est acuminée ou tronquée . . . 5
5. Extrémité du stipe transversalement tronquée avec les angles mousses. Le fond de l'échancrure latérale atteint le tiers antérieur du stipe. . . . . sp. *brevis* Sants.
— Extrémité du stipe acuminé 6
6. Largeur de la tête dépassant 3,6 mm. Thorax robuste. Ailes un peu jaunâtres 7
— Tête moins large. Ailes parfois obscures 8
7. Tête rougeâtre en avant des ocelles, large de 3,8 mm. st. *bondroiti* Sants.
— Tête entièrement noire et plus étroire st. *latinodis* For.
8. Extrémité du stipe obliquement tronqué aux dépens de l'angle externe, l'angle interne demeurant aigu. *attenuatus* v. *acuminatus* Em.
— Extrémité du stipe très obliquement tronqué sur les deux angles, le milieu formant un angle très aigu. Aile obscure . . . . sp. *acutus* Sants.
9. Volcelles larges, dépassant sensiblement le stipe. Kilimandjaro . . . . sp. *montanus* Sants.

— Volcelles plus étroites, sinueuses, ne dépassant pas le stipe (fig. 8, 9 et 17) . . . . sp. *ductor* n. sp.

10. L'échancrure latérale du stipe forme une concavité plus profonde et une encoche très accusée 11

— Cette échancrure peu profonde, l'encoche nulle ou très faible (fig. 13, 16) 14

11. Les volcelles dépassent sensiblement l'extrémité du stipe 12

— Les volcelles étroites, arquées, ne dépassent pas le stipe. sp. *atriceps* Shuck.

12. Tête plus large que le thorax 13

— Tête moins large que le thorax. Plus convexe derrière. *diadema* st. *arnoldi* For.

13. Tête rouge, vertex noir . . . . sp. *diadema* Gerst.

— Tête noire . . . . v. *fusiceps* Em.

14. Extrémité du stipe nettement tronquée ou acuminée . 15

— Cette extrémité est sensiblement arrondie (fig. 7). sp. *aethiopicus* Em.

15. Troncature du stipe presque transversale (plus aux dépens de l'angle interne) et un peu concave. Volcelles distantes du bout du stipe d'environ un cinquième de leur longueur. Une petite encoche dans l'échancrure latérale du stipe (fig. 4, 16) . . sp. *distinctus* Sants.

— Stipe très obliquement et longuement tronqué dans l'angle interne. Pas d'encoche dans son échancrure latérale. Volcelles plus courtes et plus droites 16

16. Une seule troncature un peu convexe, jusqu'au bout du stipe (fig. 5 et 13). . . . . . . sp. *buyssoni* Sants.

— Cette troncature est recoupée près de l'apex (fig. 6 et 12) . . . . v. *conjugens* Sants.

Les *Alaopone laticeps* For., *arnoldi* For., *acuminatus* Em., *fusciceps* E. et *umbratipennis* For. ne me sont connues que par leurs descriptions actuellement insuffisantes pour établir avec certitude leurs caractères distinctifs, c'est pourquoi, il y a lieu de contrôler cette clé pour ces formes. Pour les autres espèces, qui ne me sont aussi connues que par leurs descriptions, celles-ci sont suffisantes pour assurer l'exactitude de cette clé à leur égard.

BIBLIOGRAPHIE

1915-1926. Arnold, G. *A Monograph. Formicid. of South Africa.* Ann. South Afr. Mus., XIV, pp. 133-136.

1895. Emery, C. *Die Gattung Dorylus Fab. und die systematische Eintheilung der Formiciden.* Zool. Jahrb. f. Systematik, pp. 685-778.

1899. —— *Fourmis d'Afrique.* Ann. Soc. Ent. Belgique, XLIII, pp. 459-504.

1910. —— *Subfam. Dorylinae*, in: Gen. Insectorum, fasc. 102, p. 15.

1909*a*. Forel, A. *Fourmis du Musée de Bruxelles.* Ann. Soc. Ent. Belgique, LIII, pp. 51-73.

1909*b*. —— *Trois notes myrmécologiques.* Ibid., XLIII, pp. 303-310.

1901. —— *Formicides de l'Empire des Indes et Ceylan.* Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., XIII, pp. 462-464.

1914. —— *Formicides d'Afrique et d'Amérique nouveaux ou peu connus.* Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., L, pp. 211-288.

1919. —— *Deux fourmis nouvelles du Congo.* Ibid., LII, p. 179.

1858. Gerstaecker. Monatsb. Ak. Wiss. Berlin, p. 261; in Peters, 1862, *Reise n. Mossambique*, Zool. V, p. 500, pl. xxxi, fig. 15.

1910. Santschi, F. *Nouveaux Dorylines africains.* Rev. Suisse Zool., XVIII, pp. 739-759.

1912. —— *Fourmis d'Afrique et de Madagascar.* Bull. Soc. Ent. Belgique, LVI, pp. 150-157.

1914. —— *Formicides.* Voyage Alluaud et Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912).

1919. —— *Fourmis nouvelles éthiopiennes.* Rev. Zool. Afr., VI, pp. 229-250.

1920. —— *Fourmis d'Indochine.* Ann. Soc. Ent. Belgique, LX, pp. 158-176.

1926. —— *Description de nouveaux formicides éthiopiens.* Rev. Zool. Afr., XIII (1925), p. 209.

1933. —— *Sur l'origine de la nervure cubitale chez les Formicides.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., XV, pp. 557-566.

1911. Stitz, H. Wiss. Ergebn. Deutsch. Zentr. Afr. Exp. (1907-1908), III, pp. 375-392.

1922. Wheeler, M. W. *Ants of Belgian Congo.* Ann. Am. Mus. Nat. Hist., XLV, pp. 747-750.

Tome 46, nº 6. — Janvier 1939.

A propos des recherches de MM. E. Guyénot et W. Plattner sur la Vessie natatoire des Poissons

PAR

Et. RABAUD et M.-L. VERRIER

Le récent mémoire de MM. Guyénot et Plattner [1] relatif à la vessie natatoire, nous mettant directement en cause, nous nous sentons dans l'obligation d'y répondre. Nous nous limitons à un exposé de faits.

I. Suivant les auteurs, après excision de la vessie natatoire, l'air « gobé » en surface pénétrerait par le canal pneumatique et constituerait une pseudo-vessie que les auteurs montrent sur une radiographie. En 1909, M. Guyénot écrit: « J'ai mesuré directement, sur la Tanche, quelle pression il faut établir à l'intérieur du segment œsophagien compris entre deux ligatures posées de part et d'autre de l'orifice pneumatique pour que l'air franchisse le sphincter et pénètre dans la partie postérieure du canal ». Des chiffres très précis appuient cette indication (*Bull. scient.*, France et Belgique, 43, 1909, p. 262) et l'auteur conclut: « Le sphincter pneumatique rend donc la pénétration de l'air impossible, du moins chez les Cyprins ». En présence de cette contradiction flagrante que faut-il choisir, des mesures de 1909 ou des surprenantes radiographies de 1938 ? Il importe de remarquer que le texte de 1938 ne fait aucune mention du texte de 1909.

---

[1] E. Guyénot et W. Plattner. *Recherches sur la vessie natatoire des Poissons. I. Ligature du canal pneumatique et cystectomie de Poissons physostomes.* Rev. suisse de Zool. T. 45, nº 19, p. 469-486 et pl. 1 à 3, 1938.

II. A la page 478, Guyénot et Plattner décrivent avec précision les rapports anatomiques de la vessie avec les organes avoisinants. De cette description ressort qu'il n'existe aucune paroi continue, nettement circonscrite, imperméable aux gaz et à l'eau. Comment alors comprendre que les auteurs aient pu radiographier une « loge » à contours superposables à ceux de la vessie extirpée ? On le comprend d'autant moins que, en l'absence de paroi étanche, toute injection d'eau ou de gaz diffuse entre les viscères, ainsi que nous l'avons constaté et comme logiquement on doit s'y attendre.

De plus, il suffit d'ouvrir la cavité générale d'une série de Tanches, successivement plusieurs jours après la cystectomie, pour constater que l'emplacement de la vessie est peu à peu envahi par les viscères. Il s'en suit, au début, une très légère dépression de la paroi ventrale, négligeable quant à la densité du Poisson.

Ces faits, particulièrement faciles à vérifier, ne s'accordent pas avec les radiographies de MM. Guyénot et Plattner [1].

III. Sur un autre point de la description anatomique nous ne saurions nous accorder. MM. Guyénot et Plattner attribuent un estomac à des Poissons qui n'en ont jamais eu. Cette attribution rappelle celle d'un sphincter au canal pneumatique, de la vessie ventrale au Gardon, de l'évagination du pharynx, que nous avons signalées ailleurs. (« Les récentes recherches sur la vessie natatoire », Paris 1938.)

IV. Aux pages 469 et 470, MM. Guyénot et Plattner citent notre texte relatif à la compressibilité des *tissus* des Poissons. Dans leur commentaire, deux lignes plus bas, les auteurs substituent « liquides » à « tissus », transformant ainsi la question.

Du reste, MM. Guyénot et Plattner ne pouvaient ignorer qu'il s'agit des gaz inclus dans les tissus et dont nous avons démontré l'importance dans les migrations verticales des Poissons (*Bull. biol.*, 1934-1935).

Relevons, en passant, une autre liberté prise avec notre texte. Nous avons écrit: « les viscères se répartissent d'une autre manière dans le même espace »; MM. Guyénot et Plattner

---

[1] Nous publierons ultérieurement une série de documents pour mettre ces faits à la portée de tout lecteur.

pensent que « cela revient à dire qu'il n'y a rien à la place de la vessie extirpée et que cet espace est occupé par le vide ».

V. MM. Guyénot et Plattner s'étonnent que nous ayons exprimé en « minutes » des différences de pressions. Cette imputation n'est pas moins fausse: Nous avons exprimé des *pressions* en cm. de Hg. comme il se doit; mais, en outre, nous avons tenu compte du *temps* pendant lequel les Poissons subissaient une pression déterminée. C'est une notion élémentaire de physiologie que de tenir compte à la fois de l'intensité et la durée des influences qui s'exercent. A notre tour de nous étonner que MM. Guyénot et Plattner aient négligé cette règle élémentaire; nous nous demandons aussi comment ils parviennent à apprécier le volume des gaz émis exclusivement par la vessie natatoire des Poissons et à des pressions sans cesse variables. Nous serions fort aises de connaître leur technique.

VI. Au reproche qui nous est fait d'avoir opéré à des pressions très basses, nous opposons les chiffres de nos contradicteurs, qui sont du même ordre de grandeur.

VII. Rien d'étonnant que nos Poissons ne se comportent pas comme ceux de MM. Guyénot et Plattner. Les premiers évoluent dans une eau normale, les seconds dans une eau privée de gaz, c'est-à-dire en milieu asphyxique. Justement, en 1909, M. Guyénot, une fois de plus en désaccord avec lui-même, explique que les Poissons viennent happer l'air en surface quand ils se trouvent dans une eau mal aérée (Bull. scient., p. 261 et 262).

VIII. MM. Guyénot et Plattner constatent qu'un tissu quelconque, des rondelles de betteraves, une tête et une queue de Poisson, etc... perdent des gaz sous la décompression; nous sommes tout à fait d'accord. Nous avons précédemment insisté sur ce fait évident que tous les tissus des Poissons renferment des gaz sous différents états. Il en résulte que MM. Guyénot et Plattner ont vraiment tort d'attribuer à la vessie natatoire *seule* le gaz qu'ils extraient en soumettant à la décompression un Poisson tout entier. A les lire, on croirait que les tissus de la tête et de la queue ne renferment de gaz dissous qu'à partir du moment où ils sont isolés du reste du corps.

IX. A l'école primaire on enseigne, sous le nom de principe d'Archimède, que: « Tout corps plongé dans un fluide perd une partie de son poids égal au poids du fluide qu'il déplace ». En remplaçant la vessie gazeuse par une masse d'eau salée, on n'augmente pas le volume du Poisson, le poids du fluide déplacé reste le même, mais le poids du corps augmente. MM. Guyénot et Plattner n'en prétendent pas moins: « ce n'est pourtant pas cette pratique qui pourrait alourdir le Poisson ».

X. Relevons une assertion singulière. L'eau injectée dans le corps du Poisson serait résorbée en quelques heures, alors que le gaz persisterait. L'inverse nous paraîtrait plus vraisemblable. Nous désirerions quelques éclaircissements sur ces processus et sur le fait que le Poisson supporte, sans dommage, une injection d'eau salée dans sa cavité générale.

XI. L'index bibliographique annexé au mémoire qui nous occupe est nettement incomplet; il passe sous silence une partie des notes où nous soulignons ces diverses erreurs et d'autres encore. Regrettons que les auteurs aient négligé ces indications; ils y auraient trouvé, en outre, les précisions qu'ils nous reprochent de ne pas avoir données.

Nous nous limitons à ces quelques observations, que nous aurions pu multiplier.

Au demeurant, le mémoire de MM. Guyénot et Plattner n'apporte rien de nouveau. Il reprend simplement et commente, avec des radiographies en désaccord avec les dispositions anatomiques des Poissons, la critique de Moreau à Gouriet, vieille de trois quarts de siècle, relative à l'air qui viendrait remplacer la vessie excisée. Que ce remplacement se produise ou non, peu importe: MM. Guyénot et Plattner affirment en effet que cette poche d'air suffit pour permettre au Poisson de nager normalement. En conséquence tout le mécanisme imaginaire, particulièrement compliqué, inventé par Guyénot en 1909, adopté par Plattner: sphincter pneumatique, soupape de sûreté, plan d'équilibre, perd tout intérêt. Cela s'accorde avec l'existence de Poissons pélagiques privés normalement de vessie natatoire auxquels MM. Guyénot et Plattner ne font jamais allusion.

La figure B de la planche 1 du mémoire de ces auteurs présente une Tanche soumise à la décompression et à vessie partiellement vidée et très diminuée de volume.

Ce fait capital — que nous avons les premiers mis en évidence (*Bull. biol.*, 1935) — montre que la vessie natatoire se comporte à l'inverse de la théorie de Moreau, Charbonnel-Salle et adoptée par Guyénot. Au lieu d'augmenter de volume, pour abaisser la densité du poisson et lui faire acquérir un « plan d'équilibre », elle diminue ! Une fois de plus et sans s'en douter, M. Guyénot montre l'opposition entre les faits et sa propre théorie, et, sur ce point, confirme la nôtre sans l'avouer.

Tome 46, nº 7. — Avril 1939.

Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae

von

A. GERBER

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Mit Tafeln 1 bis 3, 37 Textfiguren und Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung.

Das Federkleid der Vögel hat schon sehr frühzeitig eine intensive und mannigfaltige Erforschung erfahren. Nicht nur die Einzelfeder, deren morphologische und histologische Untersuchung Gegenstand zahlreicher umfassender Arbeiten war und die auch in ihrem postembryonalen und adulten Zustand häufig und nach den verschiedensten Methoden dargestellt wurde (Jones, Schaub, etc.) fand zahlreiche Beschreiber, sondern auch die Zusammenfassung einzelner Federn zu genau umschriebenen Federgruppen und Federbezirken und deren Verteilung im adulten Zustand des Tiers wurde mehrfach untersucht. Unter den Bearbeitern der adulten Pterylose ist vor allem Nitzsch (1840) mit seinem System der Pterylographie hervorzuheben.

Es ist daher umso erstaunlicher, dass trotz dieser starken Berücksichtigung der Pteryloseverhältnisse in der Literatur sozusagen keine ausführlichen Darstellungen der embryonalen und frühen postembryonalen Pterylosen zu finden sind, in denen über die Beschreibung der Einzelfeder hinaus eine Darlegung der Anlagenverteilung über die embryonalen Hautbezirke und eine Untersuchung ihres Zusammenhangs mit der adulten Pterylose zu treffen wäre.

Alle bisherigen Arbeiten waren entweder sehr stark mit dem Problem des phylogenetischen Übergangs zwischen Feder und Schuppe verknüpft oder sie begnügten sich damit, an Hand unzureichenden Beobachtungsmaterials, das zu oft nur aus einigen wenigen Embryonalstadien bestand, festzustellen, die embryonale Anlagenverteilung entspreche „weitgehend“ dem adulten Zustand. Diesen Mangel an genügendem Tatsachenmaterial stellten wir schon in unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) über die embryonale Entwicklung des Gefieders des Haubentauchers fest, und wir stellten damals auch eine vergleichende Untersuchung über die Pterylosen einiger Nestflüchter in Aussicht. Diese Untersuchungen sollen nun in der vorliegenden Arbeit in ausführlicher, monographischer Darstellung zusammengestellt werden.

Die Arbeit wurde an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel ausgeführt unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann. Für seine reichen Anregungen und mannigfaltigen Unterstützungen und für das grosse Interesse, das er meinen

Untersuchungen immer entgegengebracht hat, bin ich meinem verehrten Lehrer zum grössten Dank verpflichtet.

Material.

Das embryonale Material für die vorliegenden Untersuchungen wurde ausnahmslos im Laboratorium erbrütet. Die *Gallus*-Embryonen entstammen einer Zucht von Barneveldern. Die Eier von *Vanellus* wurden aus Holland bezogen. Diejenigen von *Larus* stammten z.T. aus dem Uznacherried (Linthebene) z.T. aus dem Wollmatingerried (Untersee). Die *Sterna*- und *Fulica*-Embryonen konnten aus Eiern gewonnen werden, die ebenfalls im Wollmatingerried gesammelt wurden. Es handelt sich dabei um ein Sammelmaterial, das ausschliesslich von ersten Gelegen genommen wurde, die in jenem Naturschutzgebiet, wie aus der langjährigen Erfahrung von Herrn Dr. Noll hervorgeht, regelmässig durch das Hochwasser des Untersees alljährlich zu Grunde gehen. Durch seine Vermittlung, für die ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danken möchte, erhielt ich von der Anstalt für Bodenseeforschung und von der Landesnaturschutzstelle Karlsruhe in verdankenswerter Weise die entsprechende Sammelerlaubnis.

Die postembryonalen Beobachtungen konnten für *Gallus* an Hand des Aufzuchtmaterials einer Hühnerfarm gewonnen werden.

Für die *Vanellus*- Beobachtungen wurde eine Reihe von Jungen im Laboratorium vom Schlüpfen weg bis zur vollen Ausbildung des Jugendgefieders gross gezogen.

Dasselbe gilt auch für *Larus*, *Sterna* und *Fulica*, deren Aufzucht in zahlreichen Exemplaren durchgeführt wurde und ein reiches Beobachtungsmaterial lieferte.

Bei diesen Aufzuchten erhielt ich sehr wertvolle Unterstützung einerseits durch Herrn Dr. Noll, der mir aus seiner Aufzuchterfahrung zahlreiche Ratschläge erteilen konnte, und andererseits durch den Basler Zoologischen Garten, in dem ebenfalls zahlreiche Jungtiere betreut wurden. Ihm, sowie Herrn Dir. Wendnagel, schulde ich grossen Dank für ihr Entgegenkommen.

Methode.

Die Durchsicht der früheren Literaturangaben über embryonale Pterylosen hat uns vor allem zu der Einsicht geführt, dass es

sinnlos ist, aus wenigen Einzelstadien Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Federtypen und Federfolgen ableiten zu wollen, da die Wachstums- und Bildungsvorgänge während der Embryonalperiode viel zu kompliziert ablaufen, als dass man ein beliebig herausgegriffenes Embryonalstadium als Repräsentant der gesamten embryonalen Anlagenverteilung auffassen dürfte.

Es wurde daher für die Darstellung der Embryonalpterylose einer bestimmten Art eine zeitlich möglichst lückenlose Reihe von Stadien verwendet. Innerhalb der für die Federbildung in Betracht kommenden Periode finden sich in unseren Beobachtungsserien keine Lücken, die mehr als 24 Stunden Brutzeit umfassen würden.

Die Altersbestimmung der einzelnen Stadien machte bei den Hühner- und Kiebitzembryonen keine Schwierigkeiten, da wir nur frische Eier für die Bebrütung verwendeten. Bei den übrigen Embryonen *(Larus*, *Sterna* und *Fulica)*, die aus z.T. schon angebrüteten Eiern gewonnen wurden, ergab sich dagegen die Notwendigkeit einer genauen Altersbestimmung. Sie wurde in folgender Weise durchgeführt:

Durch genaue Kontrolle zahlreicher Nester im Wollmatingerried war es möglich, eine Reihe von Eiern auszuwählen, die vollkommen frisch abgelegt waren und die dementsprechend zur Gewinnung genau datierter Embryonalstadien verwendet werden konnten. Zwischen diesen sicher festgelegten Stadien wurden die übrigen, weniger genau bestimmten, durch Vergleich der Körperausmasse und der äusseren morphologischen Kennzeichen eingeordnet.

Innerhalb der so gewonnenen Embryonalserien wurden die Einzelstadien genau beschrieben, gezeichnet und photographiert und die Ergebnisse in einer zusammenfassenden Projektionsdarstellung für grössere Zeitabschnitte gemeinsam erfasst. Dabei unterscheiden wir scharf zwischen 3 Federfolgen, die zeitlich nacheinander folgen und Federelemente ungefähr gleicher Ausbildung und gleichen Schicksals zusammenfassen. In der Darstellung der postembryonalen Pterylosen, die fast ganz auf Beobachtungen am lebenden Tier beruht, legten wir vor allem grossen Wert auf zeitlich lückenlose Aufeinanderfolge der Untersuchungen. Die Tiere wurden in Abständen von 1- maximal 3 Tagen regelmässig mit dem Binokular untersucht. Die Federproben, die ebenfalls in bestimmten Abständen dem Federkleid der Tiere entnommen wurden, gaben bei mikroskopischer Untersuchung Aufschluss über den feineren Bau der entsprechenden Zustände der Federentwicklung.

Erster Hauptteil.

DIE EMBRYONALPTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.

Der erste Hauptteil unserer speziellen Untersuchungen bezieht sich auf die Darstellung einiger Embryonalpterylosen aus der Gadow'schen Grossgruppe der Alectoromorphae.

In unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) wurde ein Vertreter der Colymbimorphae beschrieben. Bei dieser Gelegenheit gingen wir, allerdings erst kurz, auf die wichtigsten Gesetzmässigkeiten in der Verteilung der Federanlagen ein und verwendeten erstmals die Begriffe des Federzentrums und des Federfeldes. Die erste Bezeichnung umfasst einen Hautbezirk, der in der Anlagenentwicklung vorauseilt, der auch im Mittelpunkt der Anlagenausbreitung liegt; die zweite dagegen bezieht sich auf einen Hautbezirk, in dem sich die Anlagen gleichmässig entwickeln und auch ziemlich gleichzeitig auftreten.

In der genannten Arbeit wurden die wichtigsten Verteilungszentren der Federanlagen für *Podiceps cristatus* L. angegeben und gleichzeitig darauf aufmerksam gemacht, dass ausser einer ersten „Federgeneration" eine zweite und wahrscheinlich noch eine dritte gegen Ende der Embryonalzeit auftritt. Diese „Federgenerationen" wollen wir im folgenden als Federfolgen bezeichnen, ein Ausdruck, der sich im weiteren Verlauf der Untersuchungen als der richtigere und weniger zu Verwechslungen mit adulten Bezeichnungen führende erwiesen hat.

In der gleichen Arbeit wurde auch eine vergleichende Untersuchung der embryonalen Pterylosen von Nestflüchtern angekündigt. Diese soll nun im ersten Hauptteil für einige Alectoromorphae (im Sinne Gadow's) durchgeführt werden. Wir wählen als Grundlage unserer Untersuchungen das Gadow'sche System, weil es uns als eines der brauchbarsten gleichzeitig die Möglichkeit gibt, die Ontogenesenübersicht von Portmann (s. Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem, 1935) als Grundlage unserer Arbeitsmethode und als Richtlinie für die Auswahl der zu untersuchenden Vertreter zu verwenden. Wir wählen je 1-2 Vertreter aus den Gruppen 1-3 (*Gallus*, *Vanellus*, *Fulica*, *Larus* und *Sterna*)

der genannten Ontogenesenübersicht und stellen die embryonale Entwicklung der drei Federfolgen (Praepennae, Praeplumae und Praefiloplumae) in ausführlicher Weise dar, wobei in erster Linie auf die Federverteilung und erst in zweiter Linie auf die Entwicklung der Einzelfeder geachtet werden soll.

Daneben werden auch zahlreiche Angaben gemacht, die sich nicht direkt auf die Federentwicklung beziehen, um eine Normierung der Entwicklungsstadien zu erreichen.

A. **Die Embryonalpterylose von Gallus domesticus.**

Wie schon in der Einleitung betont wurde, betrachten wir als eine wichtige Aufgabe der vorliegenden Arbeit, in ihrem speziellen Teil eine genaue, monographische Darstellung einiger Embryonalpterylosen zu geben. Es sollen nun im ersten Abschnitt am Beispiel des Haushuhnes die grundsätzlichen Begriffe der embryonalen Anlagenverteilung und- ausbildung abgeleitet werden.

Wir wählen das Haushuhn als Ausgangsmaterial unserer Untersuchungen nicht allein aus dem Grunde, weil dieses Material besonders leicht zugänglich ist, sondern aus phylogenetischen Erwägungen, weil die Form *Gallus* zweifellos in der Reihe der Vögel eine Stufe einnimmt, die den Ursprungsformen näher steht als die später zu besprechenden Alectoromorphen.

Dabei ist versucht worden, eine zeitlich möglichst lückenlose, aus dicht aufeinander folgenden Stadien zusammengestellte Beschreibung der Pterylose zu geben. Es muss auf diesen Punkt mit ganz besonderem Nachdruck hingewiesen werden, weil in den bis jetzt vorhandenen Darstellungen von Pterylosen der Embryonalzeit wohl für die Entwicklung der Einzelfeder zeitlich lückenlose Serien beschrieben sind, das gleiche aber für die Darstellung der Federverteilung nicht festgestellt werden kann. Neben den Angaben über das Federkleid werden jeder Beschreibung eines bestimmten Stadiums zahlreiche Angaben über den Gesamthabitus des Embryos (Skleralpapillen, Nickhaut, Schnabelentwicklung, etc.) vorausgeschickt, die den Zweck verfolgen, eine eindeutigere Vergleichsmöglichkeit zu bieten, als es die sonst übliche Angabe der Körperlänge eines Embryos zu tun vermag. Zugleich kann dadurch eine Normierung der Entwicklungsstadien überhaupt vorbereitet

werden. Diese ausführlichen Angaben scheinen vielleicht vorerst vom vorgenommenen Stoffgebiet stark abzuweichen und auch im Hinblick auf die Existenz der KEIBEL'schen Normentafeln eher überflüssig zu sein. Bei genauerer Betrachtung dieser Tafeln zeigt es sich aber, dass die Angaben über das Integument nur sehr spärlich vertreten sind und einen Vergleich der einzelnen Stadien nur schwer ermöglichen, sodass es vielleicht nicht ganz überflüssig ist, die Normierung der Stadien schon nach der äusseren Erscheinung noch etwas weiter zu treiben.

Die Angaben über das erste Auftreten der Federanlagen in einem bestimmten Hautbezirk sind mit Hilfe von Binokularbetrachtung ohne histologische Nachprüfung gewonnen worden, d.h. es sind Angaben über das erste Auftreten von formal klar umschreibbaren Federindividualitäten und beziehen sich nicht auf das erste Erscheinen von Federanlagenleisten überhaupt. Um die Ausbreitung der Anlagen in den einzelnen Bezirken zu veranschaulichen, wurde die Darstellung von zahlreichen Einzelfederbezirken durch eine Projektionsdarstellung (s. Fig. 1 und 2) zusammengefasst, die die untersuchten Stadien bis zum 14. Bruttag in die embryonalen Umrisse des 11. Bruttages projiziert.

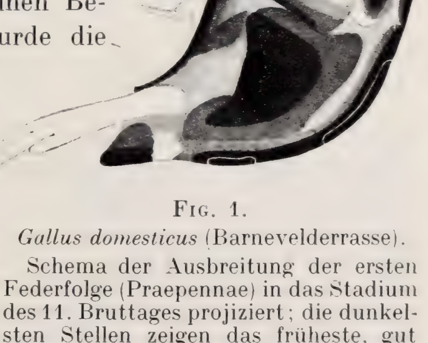


FIG. 1.
Gallus domesticus (Barnevelderrasse).
Schema der Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae) in das Stadium des 11. Bruttages projiziert; die dunkelsten Stellen zeigen das früheste, gut sichtbare Auftreten der Praepennae an.
Seitliche Ansicht.

Die Konstruktion der entsprechenden Begrenzungskurven der Zentren erfolgte durch Vergleich der Zentrenproportionen des jeweils vorliegenden Embryos mit seinem Gesamtumriss, der willkürlich demjenigen des 11. Bruttages gleichgesetzt wurde. Dadurch wird es möglich, auch ältere Stadien (bis zum 14. Bruttag) in das gleiche Schema einzubeziehen. Um die Entwicklung der Einzelanlage durchgehend mit den gleichen Bezeichnungen zu benennen,

werden wir konsequent die auf Figur 3. dargestellten Ausdrücke verwenden:

1. Frühe Höckerstadien sind deutlich individualisierte Anlagen mit noch schwach erhobenem Anlagenmaterial, die in der Aufsicht kreisrund erscheinen.

2. Späte Höckerstadien haben sich weiter über die Haut erhoben und sich bereits nach hinten von der Vertikalen abweichend umgelegt.



Fig. 2. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Schema der Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae) in das Stadium des 11. Bruttages projiziert; die dunkelsten Stellen zeigen das früheste, gut sichtbare Auftreten der Praepennae an.

Dorsalansicht.

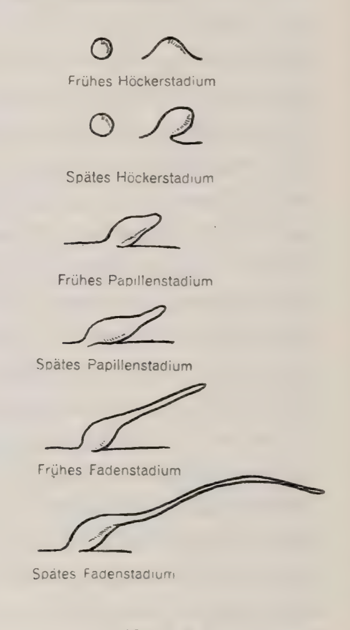


Fig. 3.

Bezeichnungen für die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien der einzelnen Federanlage.

3. Frühe Papillenstadien sind mit einer ersten Andeutung einer Papillenspitze versehen und schnüren sich am Grunde der Anlage leicht ein.

4. Späte Papillenstadien zeigen eine länger ausgezogene Spitze, die allerdings das Längenmass des verdickten Papillenteils nicht übertrifft.

5. Frühe Fadenstadien weisen einen stark in die Länge gestreck-

ten, distalen Anlagenteil auf, der den verdickten Basalteil im Längenausmass übertrifft.

6. Späte Fadenstadien zeigen eine fadenartige Ausbildung des distalen Anlagenteils, der die Länge des verdickten Basalteils um ein mehrfaches übertrifft.

Um die Anordnung der Einzelanlagen und deren Entwicklungsunterschiede unter sich zu charakterisieren, sprechen wir von Zentren der Federverteilung, wenn die Anlagen verhältnismässig dicht geschart und von einem bestimmten, zentralen Gebiet ausgehend nach verschiedenen Richtungen sich über die Fläche ausbreiten und unter sich beträchtliche Unterschiede in der Grössenentwicklung und Differenzierung aufweisen, d.h. wenn bestimmte Stellen eines Hautbezirkes in der Entwicklung vorauseilen. Von Feldern sprechen wir, wenn die Federanlagen sich in einem weiteren Bereich sehr gleichmässig entwickeln. Diese Definitionen der beiden Typen von Anlagenverteilung, die schon in einer früheren Mitteilung (Portmann und Gerber, 1935) eingeführt wurden, sollen im folgenden auch weiterhin verwendet werden.

Von Feldern wird allerdings bei *Gallus* noch nicht die Rede sein können, da für die untersuchte Form in allen Federbezirken zentrenmässige Ausbreitung nachgewiesen werden konnte.

1. *Embryo vom 6. Tag:* Länge = 8 mm, Extremitäten nur schwach gegliedert, erste schwache Vorwölbung der Nickhautanlage, Nasenöffnung mit der Mundbucht noch in offener Verbindung.

Auf dem Stadium von 6 Tagen finden sich auf dem ganzen Körper noch keine deutlich hervortretenden Federanlagen; die Haut ist grösstenteils glatt gespannt und zeigt nur an einzelnen Stellen (Rückenmittellinie bis Schwanzregion) eine leichte Aufwölbung zu Federanlagenleisten; die Kopfhaut ist dagegen noch vollkommen ungefaltet.

2. *Embryo vom 6½. Tag:* Länge = 12 mm, erstes Auftreten von Skleralpapillen auf der Augenoberfläche: auf jeder Augenfläche je 2 am hintern Augenrand, beide Augen mit schwachen Nickhautanlagen, erste Vorwölbung des Oberschnabels.

Im Gebiet der früher genannten Anlagenleisten sind beim Stadium von 6½ Tagen die ersten deutlich individualisierten Federanlagen zu erkennen. Eine mediane Reihe von 8 genau hintereinander liegenden Federanlagen findet sich im hintern Rückengebiet (s. Fig. 1 u. 2). Sie wird in der hintersten Rückenzone von einer Doppelreihe von 5 Anlagen Längenerstreckung bis in die Schwanzregion fortgesetzt. Ein zweites Anlagengebiet liegt in Form einer Doppelreihe von je 5 Anlagen zwischen den beiden Schulterflächen. Auf den übrigen Hautflächen des Embryos sind keine Federanlagen festzustellen; es sind bloss Federanlagenleisten in der Becken- und Schwanzzone nachweisbar.

3. *Embryo vom 7. Tag:* Länge = 20 mm, Skleralpapillen vermehrt: je 6 Papillen pro Augenfläche, die Gliederung der Extremitäten wird deutlich.

Die Federanlagen haben sich ausgebreitet und zwar von jenen Zonen ausgehend, die wir im letzten Stadium schon genannt hatten, wobei die alten Anlagen durch ihre stärkere Entwicklung hervorstechen, sodass wir nach unserer früheren Definition berechtigt sind von Zentren der Anlagenverteilung zu sprechen. So ist das hintere Rückenzentrum (H.R.Z.) um je eine Reihe zu beiden Seiten der früheren Mittelreihe angewachsen. Die neu hinzugetretenen Reihen sind allerdings erst schwach erkennbar. Das vordere Rückenzentrum (V.R.Z.) hat sich dadurch vergrössert, dass zwischen den beiden 5-er Reihen des letzten Stadiums eine neue Reihe eingeschoben erscheint. Die beiden Zentren sind durch eine schmale Lücke noch getrennt. In den übrigen Zonen sind noch keine differenzierten Federanlagen vorhanden.

4. *Embryo vom 7½. Tag:* Länge = 19 mm, Skleralpapillen: auf beiden Augenflächen je 13, erste Anlage des zukünftigen Eizahns.

Die Federanlagen haben sich in den alten Zentren weiter ausgebreitet und sind in einigen Hautbezirken neu aufgetreten. Das H.R.Z. weist auf beiden Körperseiten je 6 Längsreihen auf, die in Form eines gleichmässig breiten Bandes die Rückenfläche durchgehend bedecken, ohne in der Medianlinie einen „Mittelrain" frei zu lassen. Auf diese Beobachtung muss ganz besonders hingewiesen werden im Zusammenhang mit dem später zu erörternden

Rain-Flurenproblem. Die Anlage des H.R.Z. ist also unpaarig. Die Anordnung der Einzelanlagen innerhalb des Zentrums ist eine auffallend regelmässige, auf orthogonal sich schneidenden Liniensystemen beruhende.

Das V.R.Z. ist auf diesem Stadium mit dem H.R.Z. zu einer Einheit verschmolzen. An der Zusammentrittsstelle der beiden Zentren ist jederseits nur noch eine leichte Einbuchtung festzustellen und zudem ist die Linienführung der Anlagenreihen durch einige Unregelmässigkeiten gestört. Die Breite des V.R.Z. nimmt in der mittleren Halsregion auf 8 Reihen zu. Es erstreckt sich nach vorn bis auf die Höhe der Ohröffnungen. Von diesen beiden zusammenhängenden Zentren getrennt liegt im Beckengebiet ein deutliches Beckenzentrum (B.Z.), das auf beiden Körperseiten ungefähr gleich stark entwickelt ist und aus 7-8 Längsreihen besteht, die ihrerseits von 10-11 Querreihen durchkreuzt werden. Die Anlagen zeigen im caudalen Winkel des Zentrums die stärkste Entwicklung.

Schliesslich ist noch auf jeder Körperseite je ein Schwanzzentrum (Schw.Z.) zu nennen. Es besteht aus zwei Reihen von je 6 Federanlagen, die am caudalen Ende von einer mittleren Anlage (Mittelanlage) begleitet werden. Auch hier ist Zentrencharakter festzustellen, die Trennung von H.R.Z. und B.Z. ist noch vollständig. In den übrigen Hautbezirken finden sich noch keine Federanlagen.

5. *Embryo vom 8½. Bruttag:* Länge = 24 mm, Skleralpapillen: 14 pro Augenfläche, regelmässig ringförmig angeordnet, deutlich abgehobener Eizahn des Oberschnabels, Auswachsen der Nickhaut am oberen Augenrand.

Zu den Zentren des letzten Stadiums, die sich weiterhin ausgebreitet haben, sind als neue die folgenden hinzugekommen: 2 Scheitelzentren (Sch.Z.), 2 Schulterzentren (Schu.Z.), 2 Brustzentren (Br.Z.) und 2 Bauchzentren (Ba.Z.) (s. Fig. 1 u. 2).

Das H.R.Z. hat in der geringen Zeitdifferenz eine Verbreiterung auf 9 Längsreihen pro Körperhälfte erfahren, die einzelnen Anlagenreihen sind auseinandergerückt. Das lässt auf ein ziemlich beträchtliches Flächenwachstum der Haut in lateraler Richtung schliessen, was sich andererseits auch in der Entstehung eines zwar noch kurzen, aber deutlich feststellbaren „Mittelrains", d. h. einer Längslücke von 5 Federanlagen Länge auswirkt. Von dieser

Mittellücke ausgehend, nehmen die Anlagen nach beiden Seiten an Grösse ab.

Das V.R.Z., das zwischen den Schultern eine Breite von 6 Anlagenreihen pro Körperhälfte erreicht hat, verbreitert sich im Gebiet der Oberhalsfläche auf 10 Reihen, in denen die Federanlagen auffallend regelmässig orthogonal angeordnet sind. Die stärksten Anlagen finden sich im caudalen Abschnitt; eine Abnahme der Anlagengrösse zeigt sich in cephaler und lateraler Richtung. Die vordere Grenze des Zentrums liegt immer noch auf der Höhe der Ohröffnungen.

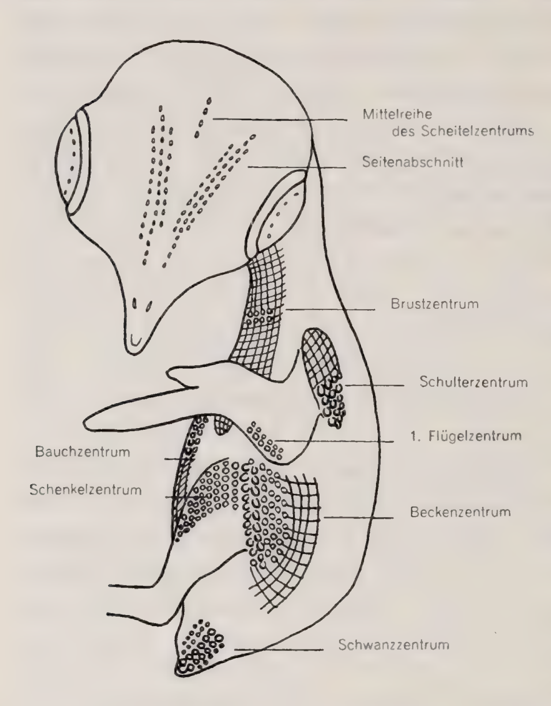


Fig. 4. — *Gallus domesticus.*
Entwicklung und Anordnung der Federanlagen in den frühen Stadien der Zentrenanlage.
(Die Rückenzentren wurden nicht eingezeichnet.)

Im B.Z. lässt sich eine sehr starke Ausbreitung der Federanlagen feststellen, sodass sich die Längs- und Querreihen nun in einem Zahlenverhältnis von 13 : 18 (letztes Stadium 8 : 11) vorfinden. Das ganze B.Z. ist noch vollkommen isoliert von den übrigen Federbezirken.

Zu den bereits geschilderten Anlagen des Schw.Z. (2 Reihen zu 6+1 Mittelanlage) treten nun auf der Ventralseite 2 Reihen von 5 bezw. 6 Anlagen und auf der Dorsalseite eine weitere Reihe von 6 schwachen Anlagen hinzu (s. Fig. 4).

Auf der Brustfläche, unterhalb des Flügelansatzes, tritt als neues ein aus 6-7 schräg verlaufenden Reihen bestehendes Zentrum (Brustzentrum: Br.Z.) auf, dessen Anlagen caudal am stärksten ausgebildet sind, während sie cephal offensichtlich zurückbleiben.

Nach vorn laufen die Federreihen gleichmässig über auf die nackte Hautfläche des Unterhalses, die noch keine Anlagen aufweist.

Vom Br.Z. scharf abgetrennt beobachtet man ein Bauchzentrum (Ba.Z.), das den Nabelansatz jederseits mit einer starken, medianen und zwei schwächeren, daran anschliessenden lateralen Reihen umfasst; es verschmälert sich nach vorn bis auf die mediane starke Reihe und schiebt sich zwischen die beiden Br.Z. ein, ohne sie allerdings vorläufig zu berühren. Die vier Zentren der Ventralfläche sind auf der Mittellinie voneinander abgesondert durch einen „Mittelrain" mit scharfer mittlerer Bauchnaht. Der Ansatz des Oberarmes wird beiderseits durch je ein Schulterzentrum (Schu.Z.) markiert, das aus 9-10 schräg verlaufenden Anlagenreihen (mit 4-5 Anlagen) (s. Fig. 4) zusammengesetzt ist, die ihre stärkste Entwicklung im caudalen Abschnitt zeigen.

Die Kopfoberfläche weist im vorderen Scheitelgebiet je ein seitliches Scheitelzentrum (Sch.Z.) auf, das aus einer mittleren starken und zwei seitlich daran anschliessenden schwachen Anlagenreihen besteht (s. Fig. 4).

Die mittlere der drei Reihen jeder Seite zieht sich bis zu den Nasenöffnungen hin. Dazu kommt, genau in der Mittellinie gelegen, eine kurze Mittelreihe von nur 4 Anlagen, die von den übrigen noch isoliert sind. Es handelt sich bei dieser Reihe, die wir als Mittelreihe bezeichnen wollen, um ein Anlagengebiet, das sich vorerst wie ein besonderes Zentrum verhält, andererseits aber wegen des Mangels einer weiteren Ausbreitung diesen Namen nicht zu tragen berechtigt ist. Es zeigt als einzige Zone des ganzen Körpers ein abweichendes Verhalten und soll deshalb mit dieser neutralen Bezeichnung versehen werden.

Auf der Unterarmfläche lassen sich nur ganz schwache Anlagenhöckerchen in einer Anordnung von 2 Reihen zu 6 Anlagen feststellen. Die gegen die Unterkante gerichtete Reihe ist um weniges stärker entwickelt als die obere (s. Fig. 4).

6. *Embryo vom 9. Bruttag:* Länge = 24 mm, Skleralringe geschlossen mit je 15 Skleralpapillen, der vordere Teil des Ringes wird von der Nickhaut fast überwachsen (s. Taf. 1, Fig. 1).

Das H.R.Z. hat sich auf 12-13 Reihen pro Hälfte verbreitert. Der „Mittelrain" des letzten Stadiums besteht weiterhin, ist aber nun mit drei Federanlagen in Längsanordnung besetzt.

Das V.R.Z. weist im caudalen Teil noch die frühere Breite (6 Anlagen/Hälfte) auf, dehnt sich aber im Gebiet des Oberhalses auf 20 nebeneinander liegende Längsreihen aus; auch ist die cephale Ausdehnung bis über die Ohröffnungen hinaus gediehen. Die Einzelanlagen haben sich schärfer von der Hautoberfläche abgehoben (mittlere Höckerstadien).

Im B.Z. ergibt sich ein Verhältnis der Längsreihen zu den Querreihen von 17 : 22; es berührt das H.R.Z. im caudalen Teil.

Auf der Oberschenkelfläche (s. Fig. 4) ist es scharf abgegrenzt gegen ein auf der Vorderfläche des Schenkels sich entwickelndes Schenkelzentrum (Sche.Z.), das aus ca. 12 Reihen, die in dorsoventraler Richtung nebeneinander liegen, besteht. Die Anlagen dieses Zentrums treten erst schwach über die Hautoberfläche hervor. Ein schmaler Streifen von zwei Anlagenreihen setzt sich auch auf die Brustseite fort (s. Fig. 5 *b*). Das Schw.Z. hat sich nur wenig verändert: die Zahl der Anlagenreihen auf der Unterseite ist um eine vermehrt worden. Die Einzelanlagen haben im caudalen Abschnitt spätes Papillenstadium erreicht, während die vorderen noch auf mittlerem Höckerstadium stehen.

Auf der Bauchfläche kann man einwandfrei von einem Bauchzentrum sprechen, denn erstens ist die Bauchfläche nicht gleichmässig mit Anlagen besetzt und zweitens zeigt sich eine auffallende Abnahme der Intensität der Anlagenentwicklung, wenn wir von der ehemals ersten Anlagenreihe nach den beiden Seiten hin die Federentwicklung verfolgen.

Die beiden Brustzentren haben sich in jeder Beziehung stark entwickelt. Sowohl die Einzelanlagen als auch die Gesamtanordnung haben sich verändert. Die Breite des Zentrums wird charakterisiert durch Schrägreihen mit 10 Anlagen. Die Verbreiterung erfolgt auch in der Richtung nach der Brustmittellinie. Das Caudalende ist vom Sche.Z. noch getrennt, während das Cephalende mit zwar schwachen Anlagen auf der Unterhalsfläche bis zur Ansatzstelle des Kopfes vorgeschoben ist. Das Schu.Z. hat jederseits eine Verbreiterung auf 7 Anlagen erfahren mit einer Ausdehnungsrichtung, die gegen die Dorsalmittellinie zeigt. Die stärksten Federanlagen (späte Höcker) liegen in der Caudalzone.

Auf dem Flügel sind 4 Unterarmreihen zu zählen, von denen in der Entwicklung vor allem die beiden untersten vorauseilen, sie erreichen eine Anlagenzahl von 15-16 für die 1. bezw. 2. Reihe.

Die Handfläche trägt 2 Reihen mit je 6 Anlagen, die (vor allem die oberen) z.T. noch sehr schwach ausgebildet sind. Dem Oberarm fehlen noch jegliche Federanlagen (s. Fig. 5 *c*).

Auf der Kopffläche haben die beiden Scheitelzentren eine Breite von je 7 Anlagen erreicht; beide dehnen sich bis auf die Augenbulbusflächen aus. Die Mittelreihe von 4 Anlagen ist nicht mehr isoliert, die seitlichen Scheitelzentren haben sich von beiden Seiten an sie angeschlossen. Die Seitenabschnitte selbst dehnen sich über

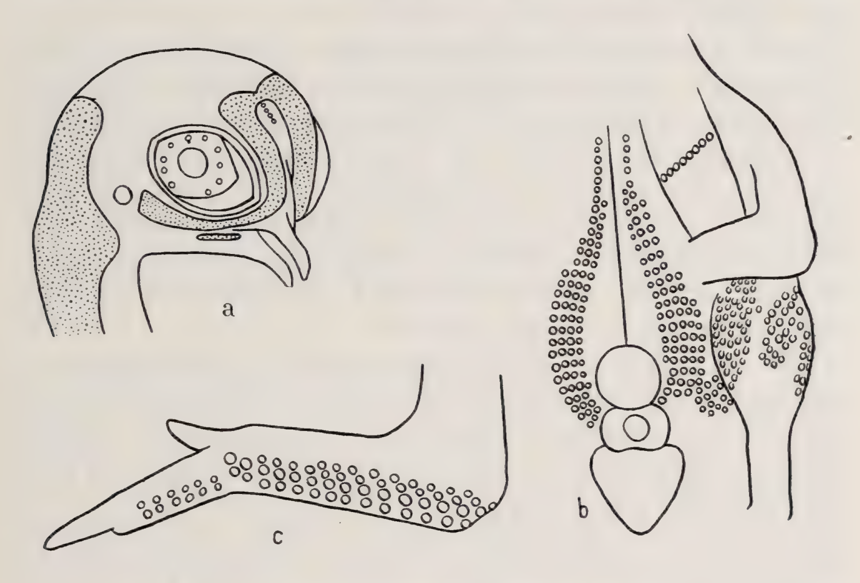


Fig. 5. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Die Ausgestaltung der wichtigsten Anlagenzentren am 9. Bruttag.
a) Scheitelzentrum, seitliche Ansicht, dunkel gezeichnet die mit Federanlagen besetzten Flächen.
b) Ventralfläche.
c) Linker Flügel.

das Gebiet der Schnabelwurzel hinaus bis auf die Seitenflächen des Kopfes unterhalb der Augen aus, eine Anlagenzone, die wir am besten mit der Bezeichnung Unteraugenstreif (s. Fig. 5 *a*) versehen. Dieser erreicht auf beiden Kopfseiten eine Breite von 4 Anlagen und findet seinen Abschluss kurz vor der Ohröffnung.

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass in der Fortsetzung der Mundspalte eine Reihe von 6 Federanlagen auftritt, die wir als Schnabelwinkelstreif bezeichnen wollen (s. Fig. 5 *a*). Bei beiden

Abschnitten handelt es sich um periphere Partien der Scheitelzentren, die in ihrem Zusammenhang mit den letzteren deutlich ihre Zugehörigkeit erkennen lassen. Wir führen aber die beiden Ausdrücke Unteraugenstreif und Schnabelwinkelstreif ein, um die Orientierung zu erleichtern.

7. *Embryo vom 10. Bruttag:* Länge = 24 mm, geschlossene Skleralringe mit je 16 Papillen, Vorderseite: Beginn der Überwachsung durch die Nickhaut.

Im H.R.Z. bleibt die Zahl der Längsreihen konstant (11-13). Der „Mittelrain" hat sich auf eine Länge von 6 Anlagen ausgedehnt. Die stärkste Entwicklung der Einzelanlagen tritt innerhalb der 6 medianen Reihen auf. Die fortgeschrittensten Anlagen sind späte Papillenstadien. Die Ausbreitung des Zentrums ist keine besonders starke mehr; es ist eine Verschmelzung mit dem B.Z. zustande gekommen. Auffällig ist bloss ein Fortsatz des H.R.Z., der sich zwischen Schu.Z. und V.R.Z. einschiebt und aus einer einzelnen schwachen Reihe besteht.

Im V.R.Z. ist die Zahl der Anlagenreihen im caudalen Abschnitt um eine, auf 13 angestiegen. Der Zentrencharakter ist deutlich gewahrt, die lateralen Anlagen sind die schwächsten (Höckerstadien), während die stärksten (späte Papillenstadien) in der Mitte des Oberhalses anzutreffen sind. Das Zentrum hat nach vorn den Anschluss an die Seitenabschnitte der Scheitelzentren gefunden. Andererseits ist eine Verbindung mit dem Unterhalsteil des Br.Z. aufgetreten.

Auf der Hinterkopffläche bleibt an der Übergangsstelle von den Scheitelzentren zum V.R.Z. eine rautenförmige, von Federanlagen umgebene Lücke frei, die, wie sich auf späteren Stadien zeigen wird, durch einem schmalen Scheitelfleck charakterisiert ist, es soll auf diesen Zusammenhang hier schon hingewiesen werden.

Das B.Z. zeigt eine starke Ausbreitung vor allem in cephalocaudaler Richtung (Längsreihen : Querreihen = 18 : 27). Die stärksten Anlagen treten im Ursprungsgebiet des B.Z. als späte Papillenstadien auf.

Das Schenkelzentrum hat sich nicht stark vergrössert (um 1 Reihe); hingegen ist daneben noch ein zweites Schenkelzentrum aufgetreten auf der Hinterfläche des Unterschenkels, das aus

7 schwach entwickelten Anlagenreihen besteht und sowohl vom ersten Schenkelzentrum als auch vom B.Z. noch getrennt ist.

Beim Schw.Z. ist, ähnlich wie beim H.R.Z. ein gewisser Gleichgewichtszustand aufgetreten, der durch den Mangel einer weiteren Ausbreitung charakterisiert ist. Einzig die Verschmelzung mit dem H.R.Z. ist auf diesem Stadium neu. Starke Veränderungen zeigen sich dagegen in der Entwicklung der Einzelanlagen, die beträchtlich in die Länge gewachsen sind (späte Papillenstadien). Die Bauchzentren haben sich noch nicht mit den Brustzentren zusammengeschlossen. Sie bestehen aus 7-8 Anlagenreihen im Gebiet des Nabelstrangs und verschmälern sich nach vorn bis auf eine Reihe. Vor dem Kloakenwulst laufen die beiden Teilzentren auf der Mittellinie zusammen und auf der Seitenfläche ist die Verschmelzung mit dem Unterteil des B.Z. erreicht.

Die Brustzentren sind durch starken seitlichen Zuwachs gekennzeichnet, sodass daraus Schrägreihen bis zu 14 Federanlagen resultieren, noch stärker ist die Verbreiterung auf der Höhe des Schulterzentrums. Die vordere Grenze liegt auf der Unterhalsfläche an der Ansatzstelle des Kopfes. Auf dem Flügel ist im Gebiet des Unterarms eine Vermehrung auf 8 absolut regelmässig angeordnete Anlagenreihen zu konstatieren (eutaxische Form), von denen die unterste dominiert. Die einzelnen Reihen des Unterarmes weisen 14-15 Anlagen auf und setzen etwas proximal vom Daumen ziemlich unvermittelt ab. Nur die vierte Unterarmreihe findet eine Fortsetzung auf die Daumenfläche. Ein neues, zweites Flügelzentrum, vom ersten vollständig getrennt, liegt auf der Flügelhaut; es besteht vorerst nur aus 10-12 schwach entwickelten Anlagen. Die Handfläche zeigt in der unteren Zone 2 Reihen: eine schwächere obere mit 12 Anlagen und eine stärkere untere mit 10 Anlagen. Dem Oberarm fehlen die Anlagen noch immer. Das Schulterzentrum hat eine Verlängerung in cephaler Richtung erfahren, die Breite der Schrägreihen ist noch dieselbe (6-7 Anlagen).

Im Kopfgebiet weisen die Seitenabschnitte der Scheitelzentren 10 Anlagenreihen auf, die sich in der Schnabelwurzelzone eng zusammendrängen. Die Mittelreihe hat sich auf 6 Anlagen verlängert. Der Unteraugenstreif hat die Ohröffnung erreicht und umgibt sie bereits zur Hälfte (Breite: 5 Anlagen). Der Schnabelwinkelstreif schliesslich besteht nun aus 2 nebeneinander liegenden Reihen von 11 Anlagen.

8. *Embryo vom 11. Bruttag:* Länge = 28 mm, die Nickhaut überdeckt den Skleralring bis auf wenige Papillen (3-5), Auftreten eines Scheitelpigmentflecks.

Das H.R.Z. ist mit dem B.Z. auf der ganzen Längserstreckung verschmolzen. Der „Mittelrain" zeigt eine Länge von 8 Federanlagen und besitzt in seinem Innern Neuanlagen im Höckerstadium. Der cephale Fortsatz zwischen Schu.Z. und V.R.Z. hat sich mit 3 Anlagen Breite ganz nach vorn bis auf die seitliche Halsfläche erstreckt. Dadurch ist die Verbindung mit dem Schu.Z. zustande gekommen. Gleichzeitig ist auch die Vereinigung mit dem Schwanzzentrum auf diesem Stadium anzutreffen. Die stärksten Anlagen liegen im caudalen Teil des H.R.Z. (späte Papillenstadien). Eine schwache Ausdehnung ist in der Richtung gegen die Bürzellöcher festzustellen, die z.T. bereits von Federanlagen umgeben sind.

Im V.R.Z. schiebt sich ein kleiner „Mittelrain" von 3 Anlagen Länge ein, der mit dem „Mittelrain" des H.R.Z. in Zusammenhang steht (s. Taf. 1, Fig. 3).

Hier ist es nun auch am Platze, etwas ausführlicher auf den Vergleich von eutaxischer und diastataxischer Anordnung der Unterarmanlagen einzugehen.

Das Problem der Diastataxie ist 1917 von Steiner einer gründlichen Darstellung unterzogen worden, bei der auch die Verhältnisse des Hühnchens berücksichtigt wurden. Steiner kam dabei zur Überzeugung, dass die diastataxische Anordnung verglichen mit der eutaxischen das ursprünglichere Verhalten darstelle. Er versucht daher, beim eutaxischen Hühnchenflügel auf den frühesten Embryonalstadien eine Diastataxie nachzuweisen. Ohne auf die theoretischen Fragen, die sich im Zusammenhang mit der Diastataxie ergeben, näher eingehen zu wollen, möchten wir hier auf einen unklaren Punkt in der Darstellung Steiners hinweisen, der sich auf diese embryonale Diastataxie beim Hühnchenflügel bezieht. „Nach der eben noch sichtbaren Papille von Sec. 4 findet eine deutliche Unterbrechung statt, und die proximalen Schwungfederanlagen erscheinen in einer höheren Lage. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass wir jene Unterbrechung der diastataxischen Lücke gleichzusetzen haben", sagt Steiner (p. 35) und gibt dazu auch eine Figur, die diese Behauptung beweisen soll. Es scheint mir, diese Ableitung sei auf Grund zu schwacher Indizien

aufgestellt, besonders wenn man bedenkt, wie ausserordentlich stark die Stellung einer einzigen, winzigen Papille von Schrumpfungen der Haut und dergl., die auf Fixierungseinflüsse zurückzuführen sein können, abhängt. Ich konnte an den zahlreichen, beobachteten Embryonen diese Lücke nicht so deutlich feststellen, dass man diese Schlüsse wagen dürfte.

Auch aus den peinlich genau durchgeführten Nachprüfungen, die mir aus einer kleinen, unveröffentlichten Arbeit von Herrn cand. phil. E. Sutter zur Verfügung gestellt wurden, geht dieselbe Unmöglichkeit einer sicheren Festlegung dieser embryonalen Diastataxie hervor. Auch er kann diese Lücken nicht einwandfrei feststellen, findet sie bei mehreren Embryonen sogar an ganz anderen Stellen des Unterarms.

Steiner scheint sich dieser Schwäche in seiner Erklärung auch bewusst zu sein und gibt an Hand des 9-Tage Stadiums als weitere Stütze an, dass „nach der Papille, welche zur siebenten Transversalreihe gehört und somit als Med. 7 zu bezeichnen ist, eine Unterbrechung der gleichmässigen Grössenentwicklung der einzelnen Papillen eintritt. Die folgende Papille ist merklich kleiner und noch viel kleiner sind die distalsten Federanlagen“ (p. 36). Hier haben wir es aber ganz offensichtlich einfach mit der Abnahme des Differenzierungsgrades der Anlagen am Rand des ersten Flügelzentrums zu tun, wie wir sie bei jedem anderen Zentrum nach unseren früheren Erfahrungen ebenfalls finden. Das geht auch aus der weiteren Angabe Steiners hervor, wonach beim 10-tägigen Embryo „die in der vorhergehenden Stufe festgestellte Unterbrechung der Grösse sich ausgeglichen hat“ und noch weiter draussen erscheint. Wir betonen ausdrücklich, dass sich unsere Einwände nur auf *Gallus* beziehen, ev. sind die Steiner'schen Angaben über die Verhältnisse bei *Cacicus* und einigen anderen eutaxischen Formen, wie aus den gegebenen Zeichnungen hervorzugehen scheint, einwandfreier und beweiskräftiger. Immerhin sind die Angaben über *Gallus* einer späteren Nachprüfung wert.

Auf den Halsseitenflächen ist die Verbindung mit den Brustzentren hergestellt. Im vordersten Teil des V.R.Z. besteht die isolierte Scheitellücke immer noch in Form eines glatt gespannten Hautstückes, das sogar mit 2 schwach ausgebildeten, länglichen Pigmentstreifen ausgestattet ist. Diese Tatsache ist besonders

bemerkenswert, da bis jetzt Angaben über solche Scheitelflecke nur bei *Larus*, *Sterna*, *Anser* (Klinkowström, 1892) bestehen. Diejenigen von *Gallus* sind wegen ihrer verhältnismässig schwachen Ausbildung wahrscheinlich übersehen worden. Auffällig ist vor allem die Aussparung einer anlagenfreien Lücke in der Zone dieser schwachen Pigmentanhäufung. Die Ausbreitung der Federanlagen scheint hier durch irgendwelche, uns unbekannte physiologische Vorgänge gehemmt zu sein, die vielleicht mit den Pigmentierungsvorgängen in einem engeren Zusammenhang stehen.

Das B.Z. hat sich weiterhin verlängert (Längsreihen : Querreihen = 18 : 30). Die stärksten Anlagen sind immer noch im Ursprungsgebiet am schenkelwärts gerichteten Rand als späte Papillenstadien zu treffen. Der Unterteil des Zentrums erstreckt sich bis auf die Kloakenwölbung.

Die beiden Schenkelzentren sind vereinigt und breiten sich zusammen auf dem Unterschenkel und seitlich auf die Bauchfläche aus, vom B.Z. sind sie dagegen beide auf der Schenkeloberfläche getrennt.

Das Schwanzzentrum hat seine endgültigen Anordnungsverhältnisse schon weitgehend festgelegt, die Zahlenverhältnisse sind konstante. Die Grösse der Einzelanlagen erreicht in diesem Zentrum das Maximum des ganzen Embryos. Die Anordnungsverhältnisse können in folgender Übersicht zusammengefasst werden:

Obere Reihe	5	Anlagen
Obere Hauptreihe	6	„
1 Mittelanlage:		
Untere Hauptreihe	6	„
4 untere Reihen: 1.	7	„
2.	6	„
3.	5	„
4.	3	„

Schliesslich ist noch auf das erste Auftreten einer 2. Federfolge von schwachen, kaum sichtbaren Anlagen zwischen den beiden Hauptreihen hinzuweisen, die deutlich als ein neuer Schub von Anlagen aufzufassen sind.

Unter dem Begriff Federfolge möchte ich dabei die Gesamtheit aller derjenigen Federanlagen zusammenfassen, die morpho-

logisch ähnliche Bedeutung haben und die zeitlich einigermassen miteinander auftreten.

Als 1. Federfolge wären demnach die sämtlichen bis jetzt beschriebenen Federanlagen zusammenzufassen.

Der Begriff Federfolge wurde gewählt, um zum vornherein jede Verwechslung mit der Bezeichnung Federgeneration zu vermeiden, die alle diejenigen Federn zusammenfasst, die aus ein und demselben Follikel in gleichmässiger Aufeinanderfolge unter Zwischenschaltung eines Mauservorganges hervorwachsen. Nach unserer Definition können also mehrere Federgenerationen (z.B. Praepenna + mehrere Pennagenerationen) der gleichen Federfolge angehören.

Die Bauchzentren haben sich von einer mittleren Reihe aus nach beiden Seiten, also ventral und lateral beträchtlich verbreitert. Neben dem Nabelstrang sind bis zu 9 Reihen zählbar. Neu ist auch die Verbindung mit dem Brustzentrum. Die Brustzentren dehnen sich einerseits nach den Schulterzentren (Verbindung vorhanden) und in die Achselhöhle, andererseits in cephaler Richtung auf die Unterschnabelfläche aus. Die Breite eines Zentrums beträgt 19 Anlagen pro Schrägreihe. Die beiden Zentren treten im obersten Teil der Unterhalsfläche auf der Mittellinie zusammen. Die stärksten Anlagen finden sich immer noch im caudalen Abschnitt (späte Papillenstadien).

Auf der Oberarmfläche des Flügels treten die ersten Anlagen auf und zwar wird die dorsale Fläche vom Schulterzentrum aus versorgt, während die ventrale Kante vom 2. Flügelzentrum besetzt wird.

Auf dem Unterarm liegen 14 Reihen nebeneinander, wovon die beiden untersten die stärksten sind. Die Vermehrung rührt von der Vereinigung der beiden Flügelzentren her. Die Hand zeigt 4 Reihen, die Daumenfläche 2 Reihen mit je 5 Anlagen (s. Taf. 1, Fig. 4).

Im Schulterzentrum hält die Ausbreitung in cephaler Richtung weiterhin an; es sind 16 Schrägreihen mit 6-7 Anlagen vorhanden.

Die Scheitelzentren besitzen eine Breite von 15 Anlagen; sie bedecken nun die ganze Augenbulbusfläche und breiten sich bis zu den Nasenöffnungen aus. Der Unteraugenstreif hat sich auf 9 Anlagen verbreitert und umschliesst die Ohröffnung in einem breiten Ring. Der Schnabelwinkelstreif zeigt 6-7 Anlagenreihen; er ist vereinigt mit dem Unteraugenstreif und mit der Unter-

schnabelfläche, die vom Brustzentrum aus mit Anlagen versorgt wird (s. Taf. 1, Fig. 5).

9. *Embryo vom 11½. Bruttag.*

Die Federanlagenverteilung der 1. bis jetzt immer dargestellten Federfolge ist mit wenigen Abweichungen noch dieselbe.

Sehr viel grössere Aufmerksamkeit verdient auf diesem Stadium das erste deutliche Auftreten einer zweiten Federfolge, einerseits zwischen den Hauptreihen des Schwanzzentrums (7 Anlagen auf frühem Höckerstadium) und andererseits auf der Unterarmfläche des Flügels. Dadurch ergibt sich im Schwanzzentrum das folgende Schema der neuen Anlagenverteilung (s. Fig. 6):

2 obere Reihen:	1.	7 Anlagen
	2.	7 ,,
obere Hauptreihe	. . . .	7 ,,
1 Mittelanlage . . .		7 Anlagen der 2. Federfolge
untere Hauptreihe	. . . .	7 Anlagen
5 untere Reihen:	1.	7 ,,
	2.	6 ,,
	3.	7 ,,
	4.	5 ,,
	5.	4 ,,

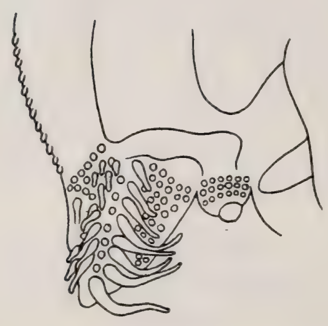


Fig. 6. — *Gallus domesticus* (Barneveldерrasse).
Ausbildung des Schwanzzentrums am 11½. Bruttag.
O : 2. Federfolge.
Erstes Auftreten der 2. Federfolge.

Auf der Unterarmfläche liegen erst wenige, schwach entwickelte Anlagen der 2. Federfolge zwischen den ersten beiden Unterarmreihen.

Es handelt sich bei dieser 2. neuen Federfolge, wie später noch genauer nachzuweisen sein wird, um Praeplumae, die in charakteristischer Weise nur gerade im Flügel- und Schwanzzentrum auftreten. Es soll im folgenden auf die spezielle Verteilung der Anlagen dieser Federfolge besonders geachtet werden, da sich daraus wohl gewisse Schlüsse auf die Praepluma-Bildung und -Herkunft überhaupt ziehen lassen werden.

10. *Embryo vom 12. Bruttag:* Länge = 28 mm, die Skleralpapillen sind vollständig von der Nickhaut überwachsen, erste deutliche Kammanlage.

Die Pterylose zeigt auf diesem Stadium nur mehr wenige Änderungen der Federanordnung, dagegen ein ausgiebigeres Wachstum der Einzelanlagen, die in mehreren Zentren bereits frühes Fadenstadium erreicht haben.

Vom H.R.Z. hat sich der Cephalfortsatz bis zum seitlichen Rand des V.R.Z. ausgedehnt. Man gewinnt hier den Eindruck, dass auch diese schwach entwickelten Anlagen zur 2. Federfolge zu rechnen sind.

Im V.R.Z. hat sich die Scheitelflecklücke bis auf eine Breite von 2 Anlagen eingeengt; nur innerhalb dieser Lücke fehlen die Federanlagen noch vollständig, an ihrer Stelle liegt auch hier ein deutlicher Scheitelfleck.

Im B.Z. sind die Zahlenverhältnisse die gleichen geblieben; hingegen ist hier vor allem ein starkes Wachstum der Einzelanlagen (Fadenstadien, 2-3 mm Länge) innerhalb der ersten 6-7 Ursprungsreihen festzustellen.

Im Schwanzzentrum ist sozusagen die ganze Schwanzoberfläche mit Anlagen bedeckt, im übrigen sind die Zahlenverhältnisse der einzelnen Reihen die gleichen. Anderseits haben sich aber die Anlagen der zweiten Federfolge bis auf 11 vermehrt. Die Federn der ersten Folge weisen spätes Fadenstadium auf (Mittelanlage), während die 2. Folge erst auf frühem Höckerstadium steht.

Die Brustzentren schliessen sich durch Zwischenlagerung von Anlagen der zweiten Federfolge (frühe Höcker) auf der Medianlinie zusammen, während die Bauchzentren noch durch einen anlagenfreien Streifen voneinander getrennt sind.

Auf dem Flügel fällt die stärkere Anlagenbesetzung des Oberarmes auf; auch die Handfläche zeigt eine Vermehrung der Reihen auf 6 und die Daumenfläche eine solche auf 4.

Auf der Unterfläche zählt man in der Oberarmregion 3, in der Unterarmregion 10 und auf der Handunterfläche 3 Anlagenreihen.

Die 2. Federfolge hat sich beträchtlich ausgebreitet, sowohl auf dem Unterarm als auch auf der Hand. Innerhalb der 3 untersten Unterarmreihen steht bei jeder Anlage der 1. Folge eine solche der 2. Auf der Handfläche liegt die 2. Federfolge vorerst zwischen

der 2. und 3. Handreihe, und zwar gehört auch hier zu jeder Anlage der ersten Folge eine entsprechende der 2.

In den Scheitelzentren konstatiert man eine Breite der Seitenabschnitte von 20 Anlagen, während der Unteraugenstreif 11 nebeneinander liegende Anlagenreihen aufweist, die die Ohröffnung nun vollständig umschliessen und auch an das V.R.Z. Anschluss gefunden haben. Die beiden Augenlider sind mit je einer Anlagenreihe besetzt. Die stärkste Federentwicklung des Kopfgebietes zeigen die Ohranlagen mit frühen Papillenstadien (vgl. Taf. 1, Fig. 6).

11. *Embryo vom 13. Bruttag:* Länge = 34 mm, Lauf und Zehen mit ersten Anlagen von Schildern und Körnern besetzt, Scheitelfleck noch vorhanden.

Die erste Federfolge hat in ihrer Anordnung keine weitern Änderungen mehr erfahren, sodass auf dem Stadium von 13 Tagen mit Sicherheit von einem Abschluss der Anlagenausbreitung der ersten Federfolge gesprochen werden kann. Anders verhält es sich mit dem Wachstum der Einzelanlagen, welches so stark ist, dass die Stellungsverhältnisse der Anlagen nur noch beobachtet werden können, wenn die Federn bis auf die Basisteile abgeschnitten werden, d.h. wir finden in den meisten Zentren späte Fadenstadien.

Die 2. Federfolge breitet sich, im Gegensatz zur Verteilungsart der ersten Federfolge, nicht mehr weiter über den Körper aus; Schwanz und Flügel, Halsseitenfläche und Brustmitte sind die einzigen Zentren mit 2. Federfolge.

Als wichtigste Beobachtung für die Anlagenverteilung ist aber mit 13 Tagen das Auftreten einer 3. Federfolge anzugeben, die nun wieder viel grössere Hautbezirke einnimmt. Die Anlagen dieser 3. Folge sind im allgemeinen derart verteilt, dass zu einer Anlage der ersten Folge mindestens eine Anlage des 3. Folge hinzugehört.

Ich möchte die Gesamtheit dieser Anlagen als 3. Federfolge bezeichnen, trotzdem sie in mehreren Zentren erst die 2. auftretende Federfolge darstellen, da wir es bei diesen Anlagen auf der ganzen Körperoberfläche mit sehr gleichartigen, auch gleichartig angeordneten und gleichzeitig auftretenden Gebilden zu tun haben, die zudem, wie wir später sehen werden, das gleiche Schicksal haben. Es soll auf diesem Stadium in erster Linie auf die Verhält-

nisse dieser 3. Federfolge geachtet werden, die, wie sich später erweisen wird, die ersten Fadenfederbildungen darstellen.

Im H.R.Z. nimmt die 3. Federfolge das ganze Zentrum in Anspruch. Bei jeder Anlage der ersten Folge sitzt auf dem etwas stärker vorgewölbten Follikelrand mindestens eine Anlage der 3. Federfolge auf dem dorsalwärts gerichteten Rand. Die stärksten Anlagen der 3. Federfolge liegen im caudalen Abschnitt des H.R.Z.; dort treten bei den median gelegenen Anlagen der 1. Folge sogar schon 2 Anlagen der 3. Folge auf (s. Fig. 7).

Auch im caudalen Teil des V.R.Z. tritt die 3. Folge bei einzelnen wenigen Anlagen der 1. Folge auf.

Im B.Z. sind die Anlagen der 3. Folge erst spärlich vertreten ; sie liegen im zentralen Ursprungsgebiet des Beckenzentrums auf den schenkelwärts gerichteten Rändern der Follikelwülste. Die Schenkelzentren zeigen noch keine 3. Federfolge.

Im Schwanzzentrum fügt sich zur 2. Federfolge, die sich zahlenmässig nicht vermehrt hat, auch die 3. Federfolge (2 Anlagen pro Follikelwulst).

Fig. 7. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).

Ausbreitung der dritten Federfolge (Fadenfedern). Die Ausbreitungskurven wurden alle in das Stadium des 13. Bruttages projiziert. Seitliche Ansicht.

In den Bauchzentren findet sich die 3. Folge innerhalb der beiden stärksten, nabelwärts gerichteten Reihen, ebenfalls in der Einzahl auf der Innenseite der Follikelwülste sitzend. Der Zwischenraum zwischen den beiden Brustzentren ist mit Anlagen der

2. Folge besetzt (spätes Höckerstadium). Auf den Follikelwülsten der 1. Folge sind vor allem im Unterhalsteil auch die Anlagen der 3. Folge festzustellen.

Auf der Unterarmfläche weist die 2. Federfolge innerhalb der 3 untersten Reihen spätes Papillenstadium auf; auch auf der Hand sind deren Anlagen bis zu spätem Höckerstadium ausgewachsen.

Die 3. Federfolge, die nun ebenfalls neu hinzutritt, lässt sich in ihrer Verteilung aus Figur 7 ersehen:

Es sind danach erst Unterarm- und Daumenfläche mit 3. Folge in sehr regelmässiger Anordnung besetzt.

Im Schulterzentrum ist von der 2. und 3. Folge noch nichts zu beobachten.

In den Scheitelzentren finden sich keine Anlagen der 2. Folge. Der Unteraugenstreif schliesst sich immer mehr um die Ohröffnung und lässt nur noch 2 halbmondförmige Lücken anlagenfrei. Die 3. Federfolge ist erst durch wenige Anlagen im Seitenabschnitt vertreten, die sich auffallend an die stärkst entwickelten Federn der ersten Folge halten.

Zusammenfassend gilt für das Stadium vom 13. Tag die folgende Verteilung der 2. und 3. Federfolge (s. Fig. 7):

2. Federfolge:	3. Federfolge:
Schwanzzentrum	Scheitelz. (Seitenabschnitte)
Flügelzentrum	V.R.Z. (caudal)
Halsseitenfläche	H.R.Z. (ganz)
Brustmittelfläche	B.Z. (Ursprungsgebiet)
	Schw.Z. (Hauptreihen)
	Bauchz., Brustz. (Unterhalsteil)
	Flügel (Unterarm, Daumen).

12. *Embryo vom 14. Bruttag.*

Um die Federverhältnisse trotz des starken Wachstums der Einzelanlagen deutlich erkennen zu können, wurde dieser Embryo von seiner ersten Federfolge entblösst, sodass nur deren Follikelöffnungen und -wülste übrigblieben, während die kürzere 2. Folge geschont und auch die 3. Folge auf den Follikelwülsten erhalten blieb.

Die Zahlenverhältnisse der 1. Folge sind in allen Zentren konstant geblieben. Änderungen beziehen sich höchstens auf Wachs-

tum und Entwicklung der Einzelanlagen. So sind z. B. in der Scheitellücke Anlagen auf spätem Höckerstadium zu beobachten, denen noch jegliche 3. Folge fehlt. Die Anlagen des Schwanzzentrums haben sich weiterhin beträchtlich verlängert. Anlagenfreie Lücken finden sich auf diesem in bezug auf die Federverteilung weitgehend abgeschlossenen Stadium in den folgenden Hautzonen: Ohröffnung, Auge, Ellbogenzone des Flügels, zwischen den Bauchzentren.

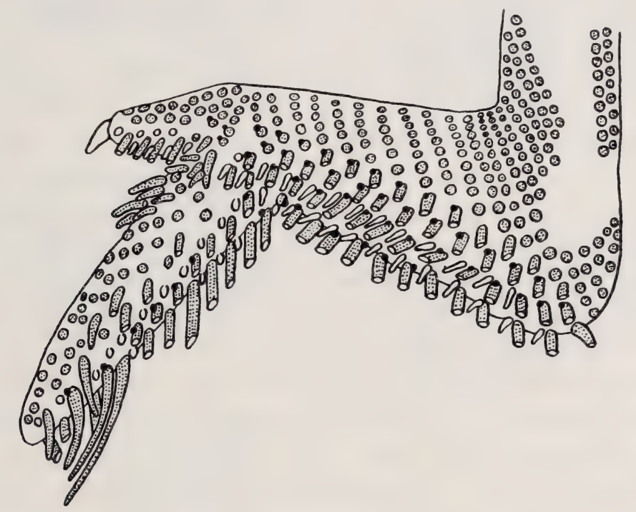


Fig. 8. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem linken Flügel am 14. Bruttag.

1. Federfolge : Praepennae : punktiert.
2. Federfolge : Praeplumae : weiss.
3. Federfolge : Fadenfedern : schwarz.

Die 2. Federfolge beschränkt sich immer noch hauptsächlich auf Flügel- und Schwanzzentrum. Im ersten zeigt sie spätes Papillenstadium und ist auf den Raum zwischen 1. und 3. Unterarmreihe lokalisiert, tritt aber noch zwischen den Daumen- und Handreihen auf (s. Fig. 8).

Die Entwicklung der 3. Federfolge ist charakterisiert durch eine weitere Ausbreitung innerhalb der früher genannten Zentren.

Die beiden Rückenzentren sind in ihrer ganzen Länge mit 3. Folge ausgestattet, nur der „Mittelrain" und die Scheitellücke bleiben noch frei davon.

Das B.Z. trägt 3. Folge innerhalb einer fast kreisförmigen, zentral gelegenen Fläche.

In den Brust- und Bauchzentren sind mit wenigen Ausnahmen alle Anlagen der 1. Folge mit 3. Folge ausgestattet.

Das Schulterzentrum zeigt die ersten Anlagen im caudalen Teil.

Im Schenkelgebiet sind die mit 3. Folge ausgestatteten Hautbezirke noch ähnlich getrennt, wie es auf früheren Stadien die beiden Schenkelzentren der 1. Folge waren.

Flügel und Schwanz sind die einzigen Zonen in denen alle drei Federfolgen anzutreffen sind (s. Fig. 8).

Dieses allgemeine Verteilungsschema der 3. Folge muss nun noch ergänzt werden durch eine nähere Betrachtung der Anordnung der Einzelanlagen, besonders deren Beziehungen zu der 1. Folge. Es zeigt sich nämlich, dass diese Anordnung innerhalb der einzelnen Zentren eine genau gesetzmässige, symmetrische ist. Diese Symmetrieverhältnisse stimmen zudem in auffallender Weise überein mit den ursprünglichen ersten Verteilungsplänen der Zentren überhaupt, sodass auf diese Weise die Möglichkeit gegeben ist, bestimmte Symmetrieachsen innerhalb der einzelnen Anlagenzentren aufzustellen. Wir kommen hier auf anderem Wege zu sehr ähnlichen Resultaten, wie sie A. Holmes (1935) in ganz anderem Zusammenhang gefunden hat. Der Vergleich und die Diskussion dieser Ergebnisse soll in einem späteren zusammenfassenden Kapitel über die Symmetrieverhältnisse durchgeführt werden. Hier möchten wir vorerst einfach das Tatsachenmaterial für *Gallus* durch genaue Darstellung der einzelnen Zentren geben (s. Fig. 9).

Im H.R.Z. liegen auf der linken Körperseite die sämtlichen Anlagen der 3. Folge auf der rechten Innenseite des Follikels der 1. Folge. Auf der rechten Körperseite finden wir spiegelbildlich gleiche Verhältnisse. Dagegen fällt das mediane Gebiet, wenigstens soweit es unterhalb des „Mittelrains" liegt, durch davon abweichende Verteilung der 3. Folge auf. Dort liegen die Anlagen in der Zweizahl auf den Follikelwülsten der 1. Folge, eine auf der linken, eine auf der rechten Seite. Man gewinnt dadurch die Möglichkeit, im H.R.Z. eine Symmetrieachse in der Mittellinie des Körpers als Längsachse aufzuzeichnen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich im V.R.Z.; auch dort treten die Anlagen der 3. Folge auf den gegen die Dorsalmittellinie gewendeten Rändern der Follikelwülste in der Einzahl auf. Aber

ebenso wie im H.R.Z. sind die median oberhalb des „Mittelrains" gelegenen Anlagen mit Federpaaren der 3. Folge versehen, die symmetrisch zur Mittellinie liegen. Also wäre es auch hier möglich, eine dorsale Symmetrieachse mit Längserstreckung einzutragen.

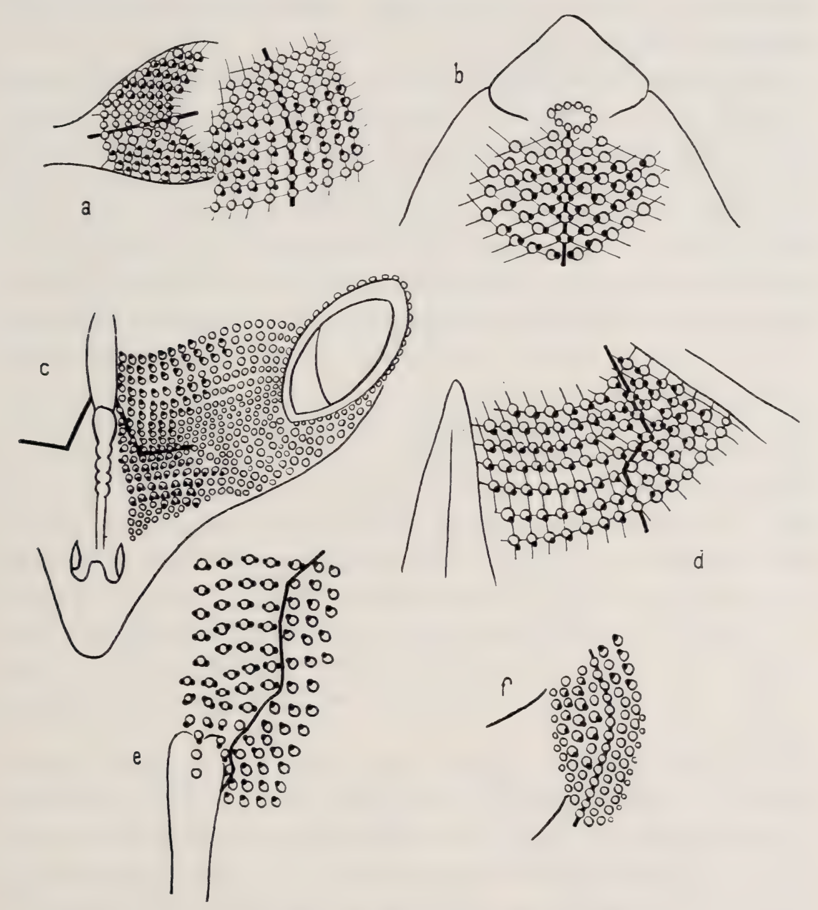


Fig. 9. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Anordnung der 3. Federfolge (Fadenfedern) in den wichtigsten Anlagenzentren am 14. Bruttag, Konstruktion der Symmetrieachsen.

a) Schenkel- und Beckenzentrum.
b) Hinteres Rückenzentrum.
c) Scheitelzentrum (unterer Seitenwechsel).
d) Linkes Brustzentrum.
e) Scheitelzentrum (oberer Seitenwechsel).
f) Schulterzentrum (15. Tag).

Im B.Z. finden wir im schenkelwärts gerichteten Teil (s. Fig. 9) eine dorso-caudale Orientierung der 3. Folge, während im dorsal

gerichteten Teil des Zentrums die entsprechenden Anlagen auf den cephalo-ventralen Rändern der Follikelwülste liegen. Zwischen diesen beiden Gebieten wäre also die Symmetrieachse des einzelnen B.Z. einzuzeichnen, die auch tatsächlich durch eine Anlagenreihe markiert ist, deren Einzelanlagen ohne Vertreter der 3. Folge getroffen werden.

Auf der Schenkelfläche treten zwei Verteilungszentren der 3. Folge auf, die auffallend mit den beiden ehemaligen Zentren der 1. Folge übereinstimmen. In den beiden Teilzentren sind die Anlagen der 3. Folge gegen die Mittellinie der Schenkeloberfläche orientiert, und zwischen die Teilzentren schiebt sich ein Gebiet ohne 3. Folge ein, das der zu konstruierenden Symmetrieachse des Schenkels entspricht. Der Seitenwechsel, wie wir diese Vertauschung der Follikelseite innerhalb ein und desselben Zentrums nennen wollen, erfolgt also hier auf der Schenkelmittelfläche (s. Fig. 9).

In den Brustzentren lässt sich ebenfalls ein solcher Seitenwechsel feststellen: Im medianen Teil ist die 3. Folge caudal und lateral orientiert, während in den seitlichen Teilen des Brustzentrums die cephale und mediane Richtung der 3. Folge auftritt. Auch hier wird ähnlich wie im H.R.Z. der Seitenwechsel durch eine Reihe von Anlagen mit 2-er Gruppen von 3. Folge markiert (s. Fig. 9).

In den Bauchzentren finden wir im Nabelgebiet mediane Orientierung der 3. Folge, cephalwärts dagegen laterale Orientierung, sodass der Seitenwechsel oberhalb des Nabelstranges gefunden werden kann.

Im Scheitelzentrum dagegen lässt sich ein doppelter Seitenwechsel in jedem Seitenabschnitt ableiten: Der erste in der Schnabelwurzelregion (s. Fig. 9), der zweite auf der Höhe der ehemaligen Mittelreihe des Scheitelzentrums (s. Fig. 9). Beide sind markiert durch schmale Zonen von Anlagen mit doppelter Versorgung von dritter Folge.

Im Schwanzzentrum liegt die 3. Folge erst bei den Anlagen der Hauptreihen in eher unregelmässiger Anordnung, meist als 2-er Gruppen, wobei sich ein Seitenwechsel nicht feststellen lässt.

Auf der Unterarmfläche lässt sich die 3. Folge bis zur 4. Unterarmreihe verfolgen, vorläufig immer in der Einzahl. Ein deutlicher Seitenwechsel liegt innerhalb der untersten Unterarmreihe. Einige Anlagen der 3. Folge liegen auch im untern Teil der Handfläche;

doch sind sie noch in zu geringer Anzahl vorhanden, als dass die Symmetrieverhältnisse festgelegt werden könnten (s. Fig. 8).

Es zeigt sich also die durchgehende Gesetzmässigkeit, dass die Anlagen der 3. Folge sich in einem einzelnen Zentrum in ihrer Anordnung nach bestimmten Symmetrielinien richten, die ihrerseits weitgehend mit den ersten Ursprungsgebieten der einzelnen Zentren übereinstimmen. Es muss also offenbar ein Zusammenhang zwischen den beiden Federfolgen, zum mindesten was die Symmetrieverhältnisse anbetrifft, bestehen (s. auch Fehringer, 1912). Die Festlegung dieser Symmetrieverhältnisse liegt in den frühen Embryonalstadien des ersten Auftretens von Anlagen überhaupt. Dadurch erhält der bis jetzt rein beschreibend verwendete Begriff des Anlagenzentrums eine tiefere Begründung. Die genannten Zentren sind tatsächlich Ausgangsgebiete für die Verteilung und Symmetrieanordnung aller 3 Federfolgen.

Die Einzelanlagen der 3. Federfolge entstehen ausnahmslos auf den Follikelwülsten der ersten Folge und bleiben so in einem engen Zusammenhang mit dieser letzteren. Eine weitere Beziehung lässt sich auch feststellen zwischen dem Auftreten der 3. Folge und dem Differenzierungsgrad der Anlagen der 1. Folge. Die ersteren treten immer erst auf, wenn die Anlagen der ersten Folge mindestens spätes Papillenstadium erreicht haben; vorher scheint das Bildungsmaterial noch nicht zur Ausarbeitung von weiteren Anlagen befähigt zu sein.

13. *Embryo vom 15. Bruttag.*

Die Zahlenverhältnisse der 1. Federfolge haben keine weitere Änderung erfahren. Das Wachstum der Einzelanlagen schreitet in den verschiedenen Zentren gleichmässig weiter zu langen Fadenstadien. Einzig in der Scheitelflecklücke ist immer noch ein Zurückhalten des Wachstums zu beobachten, das sich durch die dort vorhandenen Anlagen auf erst spätem Papillenstadium nachweisen lässt.

Die 2. Federfolge bleibt zahlenmässig gleich stark vertreten wie früher (Schwanz, Flügel, Halsseitenfläche, Brustmittelfläche), zeichnet sich aber durch ein so starkes Wachstum der Einzelanlagen aus, dass z.B. auf Schwanz und Flügel die Länge der ersten Folge erreicht ist und die Anlagen der 2. Folge nur noch durch geringeren Durchmesser von der 1. Folge zu unterscheiden sind.

Die 3. Folge hat sich in den einzelnen Zentren weiter ausgebreitet, sodass nun z.B. auch im Schu.Z. die Symmetrieverhältnisse erkannt werden können: Im lateralen Teil des Zentrums sind die Anlagen der 3. Folge median und caudal orientiert, während im dorsalen Abschnitt cephale Richtung zu treffen ist; dazwischen liegt eine Partie von Anlagen ohne 3. Folge, die der aufzustellenden Symmetriachse in der Medianlinie des Schulterzentrums entspricht (s. Fig. 9).

In den übrigen Zentren, in denen die 3. Folge meist spätes Höckerstadium erreicht hat, ist z.T. auch eine Vermehrung der Anlagen 3. Folge festzustellen, die dazu führt, dass auf zahlreichen Follikelwülsten 2, maximal 6 Anlagen der 3. Folge sich zirkulär anordnen. Dies findet vorwiegend in den Seitenwechselzonen statt. Besonders drastisch zeigt sich eine derartige Veränderung in den Seitenabschnitten des Scheitelzentrums.

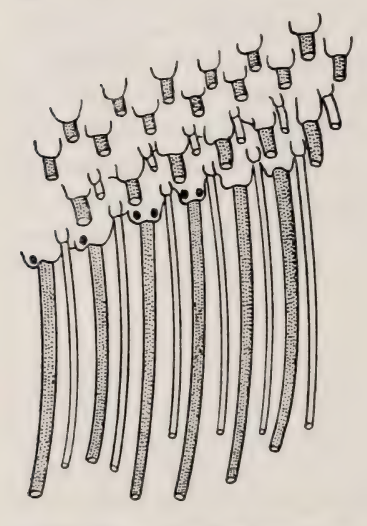


Fig. 10. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem rechten Flügel am 18. Bruttag.

14. *Embryonen kurz vor dem Schlüpfen.*

Die Veränderungen der Embryonalpterylose sind vom 16.-21. Bruttag nur noch geringfügige und sicher nicht prinzipielle, sodass wir diese Stadien zusammenfassend betrachten wollen.

Die 1. Federfolge bleibt sowohl zahlenmässig, als auch nach der Anordnung konstant; die Anlagen wachsen allerdings stark in die Länge und bilden auch kräftig vorgewölbte Follikelwülste aus. In den letzten 3 Tagen vor Schlüpfen verlieren sie auch in verschiedenen Zentren bereits die Federscheiden und fasern sich auf. Im Flügelzentrum kommt es sogar zu einem Auswachsen der ersten entgültigen Federkeime, auf denen dann die Praepennae als langgezogene Fäden aufsitzen. Die 2. Federfolge, die auf Flügel und Schwanz ihre stärkste Ausbildung erfahren hat, erreicht durch

starkes Wachstum sowohl die Länge als auch den Differenzierungsgrad der 1. Folge (s. Fig. 10. (18. Tag)) und ist nur noch durch konsequente Verfolgung der Stellungsverhältnisse von dieser zu unterscheiden. Am 18. Bruttag z. B. finden wir auf der Flügelfläche (Unterarm und Hand) zwischen den starken Follikelwülsten der 1. Folge sehr regelmässig eingeordnet 2 Reihen von (hell gezeichneten) Anlagen der 2. Folge, die nur wenig schwächeren Durchmesser zeigen. Im Schwanzgebiet finden sich die Anlagen der 2. Folge nur zwischen den Hauptreihen; es sind langgezogene Fäden mit schwachen Follikelwülsten.

Besonders unerwartet ist das Verhalten der 3. Federfolge. Vom 16. Bruttag weg ist in den meisten Zentren die 3. Folge äusserlich nicht mehr feststellbar. Nur in wenigen Gebieten (z.B. mit 17 Tagen im Scheitelzentrum, mit 18 Tagen auf dem Flügel) konnten noch einige spärliche Vertreter der 3. Folge getroffen werden. Bei besonders günstigen Präparaten ergibt sich auch eine Erklärung für das rasche Verschwinden dieser Folge, indem man deutlich ein Einwachsen der Einzelanlagen auf die Innenseite des Follikels der 1. Folge nachweisen kann. Es wird sich später bei der Darstellung der Postembryonalpterylose zeigen, dass diese eingewachsenen Anlagen kurz nach Schlüpfen wieder hervorbrechen, um zu den bekannten Fadenfedern auszuwachsen. Auf diesen seltsamen Wachstumsprozess soll am Beispiel von *Vanellus* noch ausführlicher eingegangen werden.

Im Moment des Schlüpfens ist also bei *Gallus* der Zustand der 3 Federfolgen kurz zusammengefasst der folgende:

1. Federfolge: Lange, fadenförmige Praepennae, die zum Teil (Flügel) die endgültigen Federkeime schon unter sich vorstossen lassen.
2. Federfolge: Lange, fadenförmige, in ihrer Verbreitung beschränkte Praeplumae, die nur schwer von den Anlagen der ersten Folge unterscheidbar sind.
3. Federfolge: Im Höckerstadium in den Follikel der 1. Folge eingewachsene Anlagen, die im Schlüpfmoment in allen Zentren äusserlich nicht mehr sichtbar sind.

Gallus: Schema der wichtigsten Veränderungen im Ablauf der Embryonalpterylose.

Bruttag	Allgemeine Merkmale	Anlagenverteilung	Verbindung zwischen den Zentren	Einzelanlagen maximal	Länge Embryo
6.	Nickhautanl.	—	—	nur Anl. leisten	8 mm
6½.	2 Skleralp. Oberschnabel anlage	H.R.Z. + V.R.Z.	—	frühe Höcker	12 mm
7.	6 Skleralp. Extremitätengliederung	H.R.Z. + V.R.Z.	—	frühe Höcker	20 mm
7½.	13 Skleralp. Eizahnanlage	H.R.Z. + V.R.Z. B.Z. + Schw.Z.	H.R.Z./V.R.Z.	frühe Höcker	21 mm
8½.	14 Skleralp. Auswachsen der Nickhaut	H.R.Z. + V.R.Z. B.Z. + Schw.Z. Sch.Z. + Schu.Z. Br.Z. + Ba.Z. 1. Flügelz.	H.R.Z./V.R.Z.	mittlere Höcker	24 mm
9.	15 Skleralp. Überwachsen durch die Nickhaut	neu: 1. Sche.Z. Unteraugenstreif Schnabelwinkelstreif	H.R.Z./V.R.Z. H.R.Z./B.Z. Sch.Z./Unteraugenstreif	späte Papillenstadien	24 mm
10.	16 Skleralp.	neu: 2. Sche.Z. 2. Flügelz.	H.R.Z./V.R.Z. H.R.Z./B.Z. Sch.Z./Unt.. V.R.Z./Sch.Z. V.R.Z./Br.Z. H.R.Z./Schw.Z. B.Z./Ba.Z.	späte Papillenstadien	24 mm
11.	Skleralring von der Nickhaut überdeckt Scheitelfl.	keine neuen Zentren	neue Verbind.: H.R.Z./Schu.Z. 1. Sche.Z./2. Sche.Z. Ba.Z./Br.Z. Br.Z./Unt. 1. Fl.Z./2. Fl.Z.	späte Papillenstadien	28 mm
11½.		2. Federfolge: Schwanz Flügel		frühe Fadenstad.	
12.	Kammbildung	2. Federfolge: Halsseite Brustmitte		späte Fadenstad.	28 mm

Brut-tag	Allgemeine Merkmale	Anlagen-verteilung	Verbindung zwischen den Zentren	Einzelanlagen maximal	Länge Embryo
13.	Lauf- und Zehenschilder	Abschluss der Ausbreitung der 1. und 2. Folge 3. Folge: H.R.Z. V.R.Z. Br.Z. B.Z. Sch.Z. Schw.Z. Flüg.Z. Ba.Z.		lange Fadenstad.	34 mm
14.		Ausbreitung der 3. Federfolge: Sche.Z. Schu.Z.		starkes Wachstum der 2. Folge	
15.-21.		Einwachsen der 3. Folge			

B. **Die Embryonalpterylose von Vanellus cristatus** Meyer.

Im zweiten Abschnitt des speziellen Teils unserer Untersuchungen schliessen wir die ausführliche Darstellung der Pterylose von *Vanellus cristatus* M. an. Während wir aus der Gruppe der Galli einen Vertreter der *1.* Stufe der vergleichenden Ontogenesenübersicht nach PORTMANN (s. PORTMANN, 1935: Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem) ausgewählt hatten, gelangen wir damit zu einer ersten Form aus der *2.* Stufe der genannten Übersicht, deren Vertreter „wohl als typische Nestflüchter gelten können, bei denen aber die cänogenetische Umbildung der Federspitzen zu einem wärmenden Dunenkleid des Jungvogels eingetreten ist und bei denen — im Gegensatz zu den Hühnern — die Ausbildung des Fluggefieders erst gegen das Ende der postembryonalen Zeit erfolgt“ (p. 76).

Neben der Gruppe der Laro-Limicolen wird in einem späteren Kapitel auch diejenige der Ralli als weiterer Vertreter dieser 2. Stufe zur Darstellung gelangen.

Vanellus zeigt aber nicht nur in seinem postembryonalen Verhalten starke Abweichungen von den Galli, sondern auch bereits seine Embryonalpterylose zeigt starke Unterschiede gegenüber den Verhältnissen des Huhnes. Als Folge der längeren Brutzeit (25 Tage) dehnen sich die Prozesse der Federbildung natürlich zeitlich viel mehr aus. Die Ausbreitung der 1. Federfolge muss

also schon aus diesem Grunde eine andere sein als bei den Galli. Es treten aber auch qualitative Unterschiede zwischen den beiden Pterylosen auf. Trotzdem sind diese bei der 1. Folge nicht so tiefgreifend, dass wir nicht die bei *Gallus* eingeführten Begriffe und Abkürzungen in weitem Masse wieder verwenden könnten. Die Darstellung der 1. Folge wird sich daher im folgenden mehr in abgekürzter Form unter fortwährendem Vergleich mit *Gallus* durchführen lassen.

Anders verhält es sich mit der 2. Federfolge, die sich grundsätzlich anders verhält als bei *Gallus* und der wir deshalb eine ausführlichere Schilderung widmen müssen.

Die 3. Federfolge verhält sich prinzipiell ähnlich wie bei *Gallus*; es war aber an Hand des verwendeten Materials möglich, etwas besseren Einblick in den Vorgang des Einwachsens der einzelnen Anlagen, auf den wir schon bei *Gallus* aufmerksam machten, zu erhalten, sodass wir diese Angelegenheit am Beispiel des Kiebitzes ausführlicher darstellen wollen.

Auch bei *Vanellus* soll die Darstellung auf einer möglichst lückenlosen Serie von Embryonen basieren. Ähnlich wie beim Huhn schicken wir der Betrachtung der Pterylose wieder einige Angaben über die äusserlich erkennbaren Merkmale des Integumentes und der Körperform überhaupt voraus. Dies scheint uns auch in diesem Fall für den Vergleich durchaus notwendig, denn die beiden wichtigen bisherigen Arbeiten, die sich mit ähnlichen Fragestellungen beim Kiebitz befassen, geben für das Integument wiederum nur äusserst spärliche Merkmale, die für eine Normierung der Stadien nach dem äusseren Anblick verwendet werden könnten.

Die erste dieser genannten Arbeiten von W. Graul (1907): Zur Entwicklung von *Vanellus cristatus*, befasst sich in erster Linie mit der Entwicklung der Extremitäten, gibt aber auch zahlreiche Angaben über die äussere Körperform der Embryonen, die allerdings wenig geeignet sind, zur Normierung zu dienen, da sie sich vor allem auf Körper- und Extremitäten p r o p o r t i o n e n beziehen. So weit sie sich mit unseren Beobachtungen decken, soll nicht näher darauf eingegangen werden. Es zeigt sich aber, dass vor allem in der Betrachtung der Pterylose, die übrigens nicht konsequent während der ganzen Entwicklung durchgeführt wurde, einige falsche oder ungenaue Angaben gemacht werden, auf die hier kurz hingewiesen werden muss. Graul gibt an, dass

„am dreizehntägigen Embryo fast der ganze Körper, besonders die Haut des Rückens, des Schwanzes, der Flügel und der Schenkel mit einem bräunlich-schwarzen Flaum bedeckt ist, der aus Pinseldunen besteht. Dieselben bilden einen Pinsel von kurzen, schlaffen Strahlen, welche Seitenfiedern tragen. Die Hornscheide der Dunenpapille wird also schon im Ei abgestossen" (p. 10). Danach wäre in der Mitte der Embryonalentwicklung die ganze Dunenbildung schon abgeschlossen, was nach unseren Beobachtungen durchaus nicht der Fall ist. Entweder handelt es sich um eine irrtümliche Altersangabe oder die Dunen haben sich unter irgendwelchen äusseren Einflüssen (Fixierungsmaterial, etc.) so sehr aufgelockert, dass diese Behauptung aufgestellt werden konnte.

Ähnlich verhält es sich mit einer Angabe GRAUL's über die postembryonalen Verhältnisse, die hier schon angeführt werden mag: „man könnte das Flüggewerden als Ende der postembryonalen Entwicklung annehmen und dies geschieht beim *Vanellus* am zehnten Tage nach dem Verlassen des Eies" (p. 12). Ist schon die erste Definition nur sehr bedingt richtig, so widerspricht die zweite Behauptung offensichtlich den Tatsachen, denn beim Kiebitz kann das Flüggewerden frühestens am 35. Postembryonaltag angesetzt werden (s. HEINROTH und NOLL, sowie Postembryonalpterylose von *Vanellus*, p. 280).

Die zweite Arbeit von GROSSER und TANDLER (1909), die sich, wenn auch nur in geringem Masse, mit den Verhältnissen des Integumentes beim Kiebitz befasst, findet sich in den KEIBELschen Normentafeln. Die Angaben über die Haut sind hier etwas zahlreicher als in den Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes, obwohl auch sie nicht für das Verständnis der ganzen Pterylose des Kiebitzes genügen. Was für unsere Zwecke als störender Mangel bezeichnet werden muss, ist das vollständige Fehlen irgendwelcher absoluter Altersangaben. Obwohl wir uns vollkommen bewusst sind, dass die individuellen Variationen in der Gestalt der Embryonen sehr gross sein können, so scheint uns doch, dass man diesen Schwierigkeiten nicht einfach durch vollständiges Weglassen absoluter Altersangaben aus dem Wege gehen kann, sondern dass man vielmehr das aus der künstlichen Bebrütung gewonnene Alter eines Embryos durch möglichst zahlreiche Angaben über die äussere Erscheinung ergänzen muss.

Es soll bei der nun folgenden Besprechung der einzelnen Embryonen die Stadienangabe nach den Normentafeln des Kiebitzes ebenfalls beigefügt werden (z.B. N. : Stad. 29), um den Vergleich unserer Angaben mit denjenigen von Grosser und Tandler im einzelnen zu ermöglichen.

1. *Embryonen vom 7.-9. Bruttag.*

Der Embryo vom 7. Bruttag, der eine Länge von 6 mm aufweist, entspricht in seiner Körperform ungefähr einem Hühnerembryo von 4-5 Tagen. Ich gebe diesen Vergleich, um den verhältnismässig starken zeitlichen Entwicklungsunterschied der beiden Formen zu illustrieren. Es geht daher nicht an, die Datierung einfach derjenigen des Hühnchens gleichzusetzen, wie dies Graul in seiner Darstellung offenbar durchgeführt hat, denn alle seine Altersangaben der jüngeren Embryonen sind offensichtlich zu klein. Embryonen, die wir von vorher nicht angebrüteten Eiern am 7. Bruttag gewannen, entsprechen nach der Beschreibung seinem 4-Tagstadium: Die Kiemenspaltenanlagen sind noch sichtbar, die Mundbucht ist noch stark eingewölbt, die Augenbulbi stehen bereits kräftig vor, Skleralpapillen sind vorläufig noch keine sichtbar und Federanlagen fehlen ebenfalls vollständig. Der Embryo entspricht dem Stadium 19 der Normentafeln.

Am 8. Bruttag ist der Kopf beträchtlich grösser, die Kiemenspaltenanlagen sind verwachsen und die Extremitäten zeigen eine erste äussere Gliederung (N : Stad. 22-23).

Der Embryo vom 9. Bruttag, der eine Länge von 9 mm besitzt, hat durch ein auffallend starkes Wachstum von Mittelhirn und Augenbulbi die Kopfmasse gegenüber dem Rumpf ganz unverhältnismässig vergrössert. Die Augen zeigen erst undeutliche und teilweise Lidbildung. Im vorderen Augenwinkel tritt eine erste Nickhautanlage auf, Skleralpapillen fehlen immer noch. Die Extremitäten weisen eine deutlich verbreiterte Endplatte auf. Federanlagen sind noch nicht vorhanden (N. : Stad. 25-26).

Die Angabe Graul's, dass mit 9 Tagen bereits „die ersten Anlagen der Federfluren, die in Form von Federpapillen in der bekannten Quincunxstellung auftreten, besonders an der Ansatzstelle der Extremitäten, jedoch auch auf die Extremitäten selber übergehend und ein schmaler Streifen an der Unterseite des

Schwanzes“ (p. 9) vorhanden sein sollen, ist ebenfalls um zwei Bruttage zu früh angesetzt.

2. *Embryo vom 10. Bruttag* (N. : Stad. 27-28): Länge = 20 mm, scharfrandiger Lidwulst, Nickhaut auf den vorderen, inneren Augenwinkel beschränkt, Oberschnabel hackenförmig abwärts gerichtet. Erstes Auftreten der Skleralpapillen:

   rechtes Auge: 2 } am hinteren Augenrand.
   linkes Auge: 1 }

   Die Augen überragen das Gehirn beträchtlich. Stärkere Gliederung der Extremitäten.

Deutlich individualisierte Federanlagen sind noch keine zu treffen; hingegen finden sich an den Stellen der zukünftigen Zentren Federanlagenleisten, äusserlich deutlich erkennbare Verdickungen des Hautgewebes, die im Totalpräparat heller, aber undurchsichtiger erscheinen als ihre Umgebung. Solche Leisten treffen wir auf der Rückenfläche, im Schultergebiet, in der Beckenzone, am Schwanz und auf der Scheitelfläche. Es ist aber zu betonen, dass es sich dabei noch nicht um Federanlagen nach unserer früheren Definition, d. h. um individualisierte Gebilde, handelt. (N: „Federfluren als streifenförmige Epithelverdickungen“. „Die einzelnen Federanlagen noch nicht gesondert.“)

3. *Embryo vom 11. Bruttag* (N: Stad. 29): Länge = 21 mm. Augen dicht aneinander gerückt, starkes Überwiegen in ihrer Grösse über die Ausmasse des Rumpfes: ein Augenbulbus allein erreicht fast die Grösse des gesamten Rumpfes. Auf dem Oberschnabel erste Anlage des Eizahns, Augenlid als deutliche, aufgeworfene Falte ausgebildet, Nickhaut längs der ganzen Peripherie des Auges ausgebildet. Skleralpapillen (N: Cornealhöcker):

   linkes Auge: 10 } in je 2 Gruppen angeordnet.
   rechtes Auge: 11 }

Während die Normentafeln auf den entsprechenden Stadien nur von „Steisspapillen“, die gesonderte Federanlagen darstellen, sprechen, konnten wir am 11. Bruttag feststellen, dass die meisten der früher genannten Epithelverdickungen sich zu regelrechten Anlagenzentren entwickelt haben. Einzig die Verdickung im

Scheitelgebiet und der innere Teil der Verdickung in der Beckenzone zeigen noch keine gesonderten Federanlagen. Alle übrigen Epithelverdickungen haben Zentrencharakter erhalten. Es sind folgende Zentren zu unterscheiden: V.R.Z., B.Z., Schu.Z., Br.Z., Flügel.Z.

Das H.R.Z. ist auf diesem Stadium noch deutlich aus einem vorderen und einem hinteren Abschnitt zusammengesetzt. Der vordere besteht aus einer Doppelreihe von je 4 Anlagen, der hintere ist cephal in einer Länge von 8 Anlagen doppelt, caudal dagegen einfach ausgebildet und erreicht seine Grenze etwas oberhalb des Schwanzzentrums (s. Fig. 11).

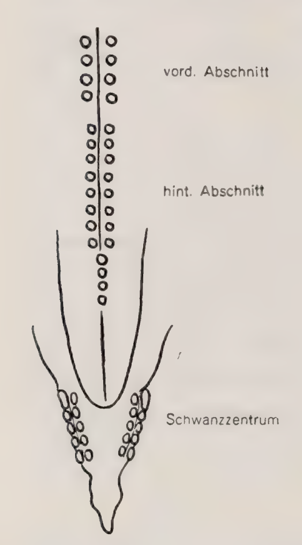


Fig. 11.
Vanellus cristatus Meyer.
Embryo vom 11. Bruttag.
H.R.Z. und Schwanzzentrum am 11. Bruttag.

Das V.R.Z. ist vom H.R.Z. noch scharf abgetrennt; es besteht jederseits der Mittellinie aus je einer Reihe von 7 Anlagen, die zwischen den Schultern liegen.

Das B.Z. liegt an der Ansatzstelle der Hinterextremität und besteht aus 4 Reihen zu 6-7 Anlagen.

Im Schwanzzentrum können wir wie bei *Gallus* 2 Hauptreihen unterscheiden, die aber vorläufig bloss aus je 5 Anlagen bestehen (s. Fig. 11). Die Schwanzspitze ist in einen langen, fadenförmigen Fortsatz ausgezogen.

Besonders auffällig im Vergleich zu *Gallus* ist das frühzeitige Auftreten der Schulterzentren (bestehend aus 2 Längsreihen mit 6-7 Anlagen) mit den ersten Anfängen der übrigen Zentren zusammen. Dasselbe gilt für die Brustzentren (3 Reihen von sehr schwach entwickelten Anlagen), die zwar die Halsunterfläche noch nicht bedecken, aber doch relativ viel früher auftreten als bei *Gallus*.

An Stelle einer Bauchanlagenzone ist erst eine entsprechende Epithelverdickung anzutreffen.

Das Flügelzentrum besteht aus einer Unterarmreihe von nur 3 Anlagen.

Zusammenfassend ist die Feststellung zu machen, dass die Zentren bei *Vanellus* an ungefähr den gleichen Körperstellen auftreten wie bei *Gallus*; hingegen ist die Reihenfolge ihres Er-

scheinens eine viel gedrängtere, indem die meisten Zentren fast gleichzeitig ihren Anfang nehmen.

Von prinzipieller Bedeutung scheint mir der Unterschied in der Ausbildung des H.R.Z., das verglichen mit demjenigen von *Gallus* durch seine Längsspaltung in 2 Reihen (im cephalen Teil) auffällt, eine Veränderung, die sich als weitere Spezialisierung der Pterylose verglichen mit der einheitlicheren Ausbildung bei *Gallus* auffassen lässt.

4. *Embryo vom 12. Bruttag* (N: Stad. 30): Länge = 19 mm. Der Kopf ist immer noch beträchtlich grösser als der ganze Rumpf. Der Eizahn des Oberschnabels hebt sich deutlich ab, ebenso das Augenlid und die Nickhaut.

Skleralpapillen: linkes Auge: 14
rechtes Auge: 15.

Als neue Epithelverdickung tritt oberhalb des Auges auf jeder Seite je ein Streifen auf; der Scheitelstreif selbst ist sozusagen unverändert geblieben.

Als einziges neues Anlagengebiet bildet sich jederseits eine Bauchanlagenzone aus (1 Längsreihe von schwachen Anlagen), deren oberer Abschnitt aber erst als blosse Hautleiste entwickelt ist (s. Taf. 1, Fig. 7).

Das V.R.Z. hat sich auf 7 Anlagen pro Hälfte verlängert.

Die 4 Reihen des Beckenzentrums erreichen eine Länge von 9-10 Anlagen.

Das Schwanzzentrum besitzt 2 Hauptreihen von je 6 Anlagen und ausserdem hat sich jederseits eine obere Reihe angeschlossen.

Das Brustzentrum hat sich auf 4 Reihen verbreitert, die Unterhalsfläche weist eine deutliche Hautleiste auf.

Die übrigen Zentren haben sich alle nicht verändert.

5. *Embryo vom 13. Bruttag* (N: Stad. 31): Länge = 25 mm. Der Kopf ist immer noch grösser als der ganze Rumpf (s. Taf. 1, Fig. 8). Starke Verlängerung des Schnabels. Der Skleralring hat sich vollkommen geschlossen (je 15 Papillen). Starke Verschiebung des Verhältnisses Unterarm : Hand = 2 : 1 (vergl. *Gallus* 1 : 1) seit dem letzten Stadium. Fadenförmiger Fortsatz des Schwanzes zurückgebildet. Im Gebiet des Scheitelflecks zeigt sich eine wulstartige Erhebung in der

Form eines W (ohne Pigment). Der Eizahn des Oberschnabels wird scharfkantig, erste Anlage des unteren Eizahns.

Die Pterylose hat sich durch starke Ausbreitung der einzelnen Zentren verändert. Neu aufgetreten sind die Scheitelzentren, die auf jeder Kopfhälfte zweiteilig, sonst aber den Verhältnissen bei *Gallus* weitgehend entsprechend ausgebildet sind.

Ein 1. und 2. Schenkelzentrum treten gleichzeitig auf, verschmelzen aber noch nicht miteinander.

Das Bauchfedergebiet erweist sich bei genauer Untersuchung als ein doppeltes Anlagenfeld (symmetrisch in bezug auf die Bauchmittellinie), d.h. die sämtlichen Federanlagen, die in einer Breite von 8 Längsreihen jederseits vorhanden sind, zeigen eine gleichartige Entwicklung; es gibt keine, die in der Differenzierung besonders stark vorauseilen würden. Das Feld verschmälert sich nach vorn und dringt zwischen die beiden seitlichen Brustzentren hinein.

Im H.R.Z. haben sich die beiden Abschnitte vereinigt. Ein deutlicher Mittelrain mit einer Breite von 2 Anlagen durchzieht den cephalen Teil des H.R.Z. Dieser Mittelrain setzt sich ins V.R.Z. fort; er wird dort eher breiter (s. Taf. 1, Fig. 8), sodass sich die vorderen Partien des H.R.Z. zwischen die seitlichen Abschnitte des V.R.Z. einschieben können. Von seinen Nachbarzentren ist das H.R.Z. noch getrennt. Seine stärksten Anlagen sind die zuerst aufgetretenen.

Das V.R.Z. hat sich bis auf die obere Kopffläche ausgedehnt und ist mit dem neu entstandenen Scheitelzentrum auf den Seitenflächen in Verbindung getreten. Der breite Mittelrain hat sein oberes Ende auf der Höhe der vorderen Schultergrenze.

Im Gebiet des früher schon genannten W-förmigen Scheitelwulstes fehlen die Anlagen noch ganz, eine anlagenfreie Zone zieht sich von dort auf der Kopfmittellinie bis zur Schnabelwurzelzone (s. Fig. 12). Die stärksten Anlagen liegen im caudalen Teil des V.R.Z.

Die Darstellung des B.Z. deckt sich weitgehend mit derjenigen, die wir von *Gallus* gegeben haben (Längsreihen : Querreihen = 11 : 15).

Die Verbindung mit dem 1. Schenkelzentrum (obere Schenkel-

fläche) ist aufgenommen; davon abgetrennt liegt das 2. Schenkelzentrum; beide bestehen aus je 4-5 Längsreihen.

Die Schu.Z. sind noch isoliert; sie zeigen 6-7 Längsreihen mit einer Anlagenzahl, die bis zu 13 ansteigt.

Im Schw.Z. sind es vor allem 2 Merkmale, die von den Verhältnissen bei *Gallus* abweichen.

1. Zwischen den beiden Hauptreihen mit je 6 Anlagen findet sich caudal keine Mittelanlage (s. Fig. 12).
2. Die dorsal sich anschliessende obere Reihe ist in cephaler Richtung parallel verschoben, sodass deren erste Anlage bei der 5. Anlage der Hauptreihe ansetzt.

Das Br.Z. hat sich mit 11 Reihen auf die Unterhalsfläche vorgeschoben. Im caudalen Teil, wo sich die stärksten Anlagen befinden, beträgt die Breite 9 Anlagen; dort besteht auch eine Verbindung mit dem Bauchfeld, dessen Verhältnisse oben schon behandelt wurden.

Auf dem Flügel sind die einzelnen Anlagen nur sehr schwach von der Haut abgehoben, auf dem Unterarm zählt man 5 Reihen, die auf die Handfläche mit einer Reihe von 8 Anlagen übergreifen. Die Flügelhaut ist mit einem 2. Flügelzentrum (1 schwache Reihe) ausgestattet, während der Oberarm noch keine Anlagen zeigt.

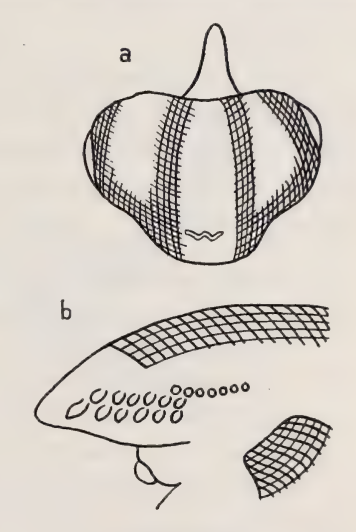


Fig. 12.
Vanellus cristatus Meyer.
Embryo vom. 13. Bruttag.
a) Scheitelzentrum, Spaltung in Mittelabschnitt und Oberaugenstreif.
b) Schwanzzentrum.

Grundsätzlich läuft also die Besetzung der Flügelfläche ähnlich ab wie bei *Gallus*. In Einzelheiten zeigen sich allerdings Verschiebungen (Diastataxie), die wir auf dem nächsten Stadium ausführlicher besprechen wollen, da dort die Anlagenverteilung etwas weiter gediehen ist.

Das Scheitelzentrum besteht schon von Anfang an aus 2 Teilen (s. Fig. 12): 1. aus einem mehr gegen die Mittellinie gewendeten

Band (Mittelabschnitt) von 6-7 Anlagen Breite; eine Mittelreihe in der Sagittallinie fehlt hier. 2. Das genannte Band steht mit einem zweiten (Oberaugenstreif), über den Augen liegenden, in der Gegend der Schnabelwurzel in Verbindung. Dieser Oberaugenstreif, der eine Breite von 4 Anlagen besitzt, folgt in seinem Verlauf dem oberen Lidrand und steht auf der Hinterkopffläche mit dem V.R.Z. in Zusammenhang. Anderseits setzt er sich um den vorderen Augenrand herum als Unteraugenstreif auf die Unterseite des Auges fort (wie bei *Gallus*). Der letztere besitzt eine Breite von 5 Anlagen und folgt dem unteren Lidrand bis zur Ohröffnung. In der Fortsetzung des Mundspaltes liegt ein Schnabelwinkelstreif von 2 Anlagen Breite. Eine Scheitelflecklücke mit Scheitelwulst auf der Hinterkopffläche ist auch für *Vanellus* typisch.

Die breite Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif (12 Anlagen Breite) lässt sich wohl am ehesten erklären durch das starke Ausmass der Augenbulbi, gleichsam als ob die Ausbreitung des Scheitelzentrums der gewaltigen Augenentwicklung nicht folgen könnte. Mit Ausnahme dieser leicht verständlichen Spaltung des Scheitelzentrums und dem Fehlen einer Mittelreihe finden wir in der Kopfzone durchaus entsprechende Verhältnisse wie bei *Gallus*.

6. *Embryo vom 14. Bruttag* (N: Stad. 32): Länge = 28 mm. Der Eizahn des Oberschnabels stellt eine vorgewölbte, undurchsichtige Kuppe dar. Skleralpapillen von der Nickhaut überwachsen. Auf dem Scheitelwulst liegt ein gut ausgebildeter Scheitelpigmentfleck mit median konzentriertem Pigment. Das Verhältnis von Unterarm : Hand = 1,3 : 1 hat sich zugunsten der Hand verändert.

Die früheren Zentren haben sich stark ausgedehnt, die Einzelanlagen sind im Schwanz-, Becken- und Brustgebiet zu späten Papillenstadien ausgewachsen.

Besonders auffällig ist das Auftreten einer 2. Federfolge, die aber nicht wie bei den Galli auf Schwanz, Flügel, Halsseite und Brustmitte beschränkt bleibt, sondern sich schon auf diesem Stadium auch auf der Rücken-, Becken- und Schenkelfläche feststellen lässt. Auf die Entwicklung dieser 2. Folge soll im folgenden hauptsächlich geachtet werden.

Das H.R.Z. (10 Längsreihen pro Körperhälfte) ist noch vom

B.Z. getrennt, die Maximalgrösse der Anlagen 1. Folge ist als spätes Papillenstadium anzugeben. Im Mittelrain und zwischen den einzelnen Querreihen des ganzen Zentrums ist die 2. Federfolge ausgebreitet. Die einzelnen Anlagen, die erst schwache Höcker

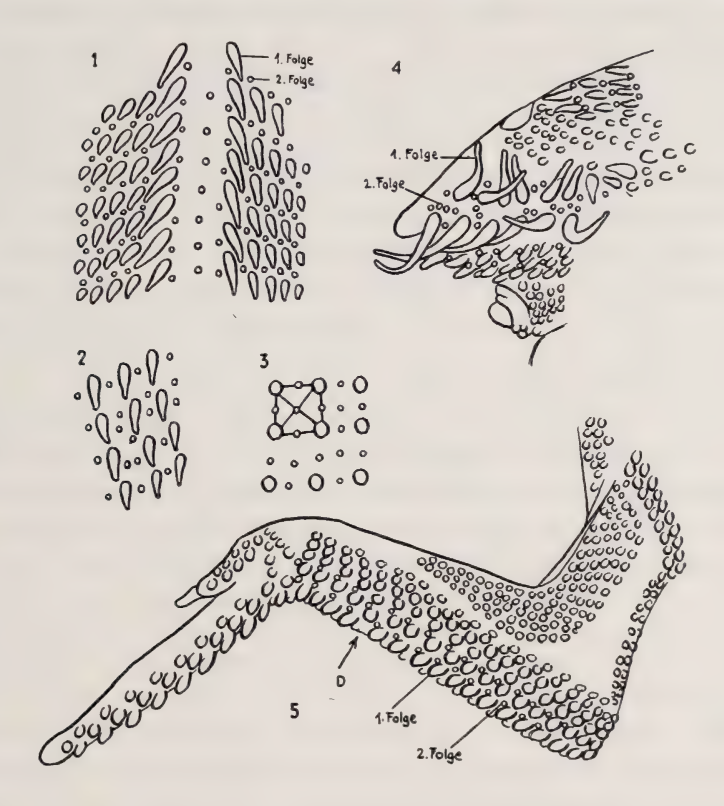


Fig. 13. — *Vanellus cristatus Meyer.*
Embryo vom 14. Bruttag.

1. H.R.Z., Verteilung der 1. u. 2. Folge.
2. Partie aus dem B.Z.
3. Schema der Verteilung der 1. u. 2. Folge in Schenkelzentrum.
4. Schwanzzentrum, 1. u. 2. Folge.
5. Linker Flügel, Diastataxie. (D) 1. und 2. Folge.

darstellen, schieben sich regelmässig zwischen die Anlagen der 1. Folge ein, ohne die letzteren allerdings zu berühren (s. Fig. 13/1).

Derselbe Vorgang läuft auch im V.R.Z. ab; auch dort wird der Mittelrain mit Anlagen der 2. Folge — es sind im ganzen 4 Längsreihen — besetzt, und zwischen den Reihen der 1. Folge schieben

sich überall frühe Höckerstadien der 2. Folge ein, sodass das ganze Zentrum damit erfüllt wird. Aber nicht nur das Zentrum selbst, sondern auch die seitlich daran anschliessenden, bis dahin anlagenfreien Halspartien zeigen nun 2. Folge. Nur im Gebiet des Scheitelflecks bleibt auch weiterhin eine Lücke in der Anlagenverteilung bestehen.

Das Beckenzentrum hat sich wenig verändert was die 1. Folge betrifft. Hingegen sind im ganzen Zentrum und zwar sehr regelmässig verteilt (s. Fig. 13/2) die Anlagen der 2. Folge zu treffen.

Dasselbe gilt für die beiden vereinigten Schenkelzentren, deren 1. Folge (späte Höcker) überall von 2. Folge durchsetzt ist, wobei sich die Feststellung machen lässt, dass die Zwischenräume der Anlagen der 1. Folge möglichst vollständig ausgefüllt werden, indem sowohl die Quer- und Längslücken, als auch die Diagonalzwischenräume mit Anlagen besetzt werden (s. Fig. 13/3). Im Schulterzentrum fehlt 2. Folge noch vollständig.

Im Schwanzzentrum ist die 2. Folge mit zahlreichen Anlagen im Höckerstadium vertreten. Die Verteilung ist zwischen den Hauptreihen sehr unregelmässig und läuft bloss innerhalb der unteren Reihen einigermassen gesetzmässig ab (s. Fig. 13/4).

Das Br.Z. (s. Taf. 2, Fig. 9) fällt durch seine beträchtliche Vergrösserung (Ausdehnung auf die Unterschnabelfläche, in die Achselhöhle und gegen das Schulterzentrum) auf. Es hat die Verbindung mit dem Bauchseitenfeld aufgenommen. Die 2. Folge fehlt noch in seinem Bereich.

Das Bauchseitenfeld hat sich mit seiner ersten Folge auf 11 Längsreihen verbreitert, die Anlagen sind sehr gleichmässig entwickelt, 2. Federfolge fehlt noch.

Die Unterarmfläche ist mit 6 Reihen der 1. Folge ausgestattet, die mit 3 Reihen auf die Handfläche übergreifen und auch die Daumenfläche mit Anlagen versorgen. Das 2. Flügelzentrum ist mit dem 1. auf eine kurze Strecke in Verbindung getreten; es besetzt den grössten Teil der Oberarmfläche, nur dessen Hinterkante wird vom Schulterzentrum aus mit Anlagen beschickt. Soweit wäre die Anlagenverteilung entsprechend wie bei *Gallus*, wenn nicht der Verlauf der Unterarmreihen durch die diastataxische Verschiebung (D) anders gestaltet wäre (s. Fig. 13/5). Es ist hier am Platze, dieser Erscheinung einige kurze Bemerkungen zu widmen.

Das Problem der Diastataxie ist 1917 von H. Steiner einer so ausführlichen und gründlichen Darstellung unterzogen worden, dass wir uns hier möglichst auf seine Ergebnisse beziehen wollen. Auf die Frage der theoretischen Erklärung der Diastataxie können wir uns hier nicht einlassen, dazu ist die Auswahl unseres Materials zu eng getroffen. Es sei uns aber erlaubt, aus unseren Beobachtungen einige Ergänzungen zu dem Kapitel II der Steiner'schen Abhandlung: „Die embryonale Entwicklung der Federanordnung" zu geben.

An Hand des Studiums des diastataxischen Flügels der Ente und einiger anderer Formen kommt Steiner zum Schluss, „dass die diastataxische Federanordnung von Anfang an als solche angelegt wird. Irgendwelche Verschiebungen der Federreihen finden nicht statt, hätten auch gar keinen Sinn, weil die fünfte Transversalreihe selbständig und den übrigen gleichwertig angelegt wird" (p. 34). „Aus der Tatsache, dass Maj. 5 eine ganz selbständige Entwicklung besitzt, ergibt sich noch, dass die bisher als Sec. 5 bezeichnete Papille die sechste Schwungfeder darstellt" (p. 31).

Diese Angaben lassen sich auch für den embryonalen Flügel von *Vanellus* (s. Fig. 13/5), der von Steiner nicht untersucht worden ist, voll bestätigen; auch bei ihm sind die diastataxischen Verhältnisse zum vornherein festgelegt. Dasselbe wird sich später auch für *Larus*, *Sterna* und *Fulica* feststellen lassen.

Weniger sicher scheint mir hingegen, wenigstens was die Beobachtungen am Hühnchen angehen, die Ableitung der embryonalen Diastataxie beim eutaxischen Flügel. Es wurde bei der Darstellung des Hühnchenflügels schon ausführlich darauf hingewiesen, dass entgegen den Steiner'schen Angaben bei den frühesten Stadien des Auftretens von Unterarmanlagen keine solche „diastataxische" Lücke mit Sicherheit festgestellt werden kann (s. p. 178).

Die 2. Federfolge des Flügels tritt im Unterarmgebiet innerhalb der ersten beiden Reihen in sehr regelmässiger Anordnung auf.

Im Scheitelzentrum sind die Lücken zwischen den Mittelabschnitten (die median zusammengetreten sind) (s. Taf. 2, Fig. 12) und dem Oberaugenstreifen schmäler geworden (5-6 Anlagen). Oberhalb des Ohres bleibt noch ein anlagenfreier Fleck übrig. Die Ohröffnung selbst wird vom Unteraugenstreif ganz umgeben; unterhalb dieses Ringes befindet sich ein schmaler anlagenfreier Streifen, der mit der anlagenfreien Halsseitenfläche in Verbindung

steht. Die untere Schnabelfläche ist vom Brustzentrum her gleichmässig mit Anlagen bedeckt. Auch die Scheitelflecklücke weist schwache Anlagen auf, die bloss den Scheitelwulst selbst noch frei lassen. 2. Folge findet sich vorerst nur in der Schnabelwurzelzone.

7. *Embryo vom 15. Bruttag* (N : Stad. 33): Länge = 31 mm. Flacher, aber deutlicher Eizahn am Unterschnabel, Skleralpapillen nicht mehr sichtbar, Scheitelwulst nicht mehr deutlich, Scheitelfleck mit schwach verteiltem, an Intensität abnehmendem Pigment. Zehenkrallenanlagen und auf dem Lauf erste Ausbildung der Laufkörner. Das Verhältnis Unterarm : Hand = 1,1 : 1 gibt eine weitere relative Verlängerung der Hand an.

Die anlagenfreien Flächen sind nur noch gering an Zahl:

1. Ellbogenfläche.
2. 2 Längsstreifen auf der Unterseite des Schnabels.
3. Unterhalsmittelfläche.
4. Unterer Teil der Halsseitenfläche.
5. Rückenmittelfläche.
6. Lücke Mittelabschnitt/Oberaugenstreif.

Die erste Federfolge zeichnet sich durch gleichmässiges Längenwachstum aus, weist aber im übrigen keine Besonderheiten auf. Die 2. Folge ist fast über den ganzen Körper ausgebreitet. Eine 3. Folge tritt neu dazu.

Das H.R.Z. hat sich auf die Schwanzoberseite ausgedehnt. Einheitliches Rückenzentrum.

Die 2. Folge besetzt den Mittelrain mit 2 Längsreihen neuer Anlagen. Auch im Zentrum selbst findet sich überall 2. Folge. Neu ist das Auftreten einer noch schwachen 3. Federfolge auf den Follikelrändern der 1. Folge. Die Anordnung ist eine entsprechende wie bei *Gallus*. Es sind allerdings auf diesem Stadium erst wenige Anlagen damit ausgestattet.

Im Mittelrain des V.R.Z. ist noch eine Lücke von 3-4 Anlagen Breite federfrei; daran schliessen sich nach aussen 2 Reihen von Anlagen der 2. Folge und dann folgen erst die Reihen der 1. Folge, die ihrerseits vollkommen von 2. Folge durchsetzt sind. Die 2. Folge hat ausser dem ganzen Zentrum (inkl. Scheitelflecklücke) auch die Halsseitenfläche und die Lücke zwischen Schulterzentrum

und caudalem V.R.Z. besetzt. Der cephale Teil des Schulterzentrums steht mit dem V.R.Z. durch eine auffällige Brücke (2 Reihen) von hervorstechenden Anlagen in Verbindung (s. Taf. 2, Fig. 11). Auf den Follikelrändern der 1. Folge finden wir wiederum 3. Federfolge; sie ist vorläufig beschränkt auf den caudalen Teil des Zentrums, kann allerdings oft in der 3-4 Zahl auf einem Follikel auftreten.

Im B.Z. erreicht die 1. Folge spätes Fadenstadium (bis 4 mm Länge). Die 2. Folge erfüllt mit mittleren Höckerstadien das ganze Zentrum (s. Taf. 2, Fig. 11). Auch 3. Folge, meist 2 Anlagen auf einem Follikelwulst, lässt sich schon feststellen.

Im Schenkelgebiet liegen zwischen fadenförmigen Anlagen der 1. Folge mittlere Höckerstadien der 2. Folge, während die 3. Federfolge noch fehlt.

Das Schu.Z. hat sich nochmals verbreitert auf 9 Längsreihen, deren Anlagen ihr grösstes Ausmass in der Caudalregion erlangen (späte Fadenstadien). Die 2. Folge hat das ganze Zentrum belegt. 3. Folge konnte noch nicht beobachtet werden.

Im Schw.Z. haben sich die Zahlen- und Lageverhältnisse nicht verändert. Die 2. Folge hat sich um ein weniges ausgebreitet; es fällt aber auf, dass ihr Wachstum nur schwache Fortschritte macht. Bei einigen wenigen Anlagen der 1. Folge wachsen auf den Follikelrändern schwache Anlagen der 3. Folge hervor.

Das Br.Z., dessen stärkste Anlagen im caudalen Winkel zu treffen sind (Fadenstadien) hat die ganze Achselhöhle mit Anlagen versorgt und ist mit dem Schu.Z. verbunden. Eine gleichmässige Steigerung der Anlagenlänge von der Ventrallinie nach aussen sticht besonders hervor. Die Verbindung mit dem Bauchseitenfeld wird mit einigen durchgehenden Anlagenreihen bewerkstelligt. Die 2. Folge ist erst schwach entwickelt; sie bedeckt das ganze Gebiet des Zentrums und die Ventralmittelfläche. Die 3. Folge fehlt noch.

Im Bauchfeld wird der Charakter eines Feldes immer noch gewahrt, d. h. die Anlagen der ersten Folge zeigen eine gleichmässige Verteilung und ungefähr die gleiche Länge. Das Feld umfasst beiderseits den Nabel (10 Reihen) und endet vor der Kloake. Die 2. Folge (mittlere Höckerstadien) besetzt sowohl das ganze Feld als auch die Ventralmittelfläche.

Für den diastataxischen Flügel ist als wichtigste Veränderung innerhalb der 1. Folge die Verschiebung der untersten Unterarm-

reihe um die Flügelkante herum auf die Unterseite zu nennen. Die 2. Federfolge lässt sich nun innerhalb der 3 untersten Unterarmreihen feststellen (meist mit 2-3 Anlagen zwischen 2 Anlagen der 1. Folge); sie fehlt aber noch auf der Handfläche und in der Daumenzone.

Im Sch. Z. fällt als wichtigste Veränderung die Verkleinerung der Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif auf. Auch die übrigen federfreien Zonen werden sowohl durch erste als auch zweite Folge wesentlich eingeengt. Die letztere findet sich in der Schnabelwurzelzone, im Schnabelwinkel und auf der Unterfläche des Schnabels vor, sowie innerhalb der Ohrreihen und in einigen wenigen Exemplaren im Oberaugenstreif verstreut. Der Unteraugenstreif zeigt gleichmässig verteilt sehr schwache Anlagen der 2. Folge. Zusammenfassend kann man feststellen, dass auf diesem Stadium die 2. Folge sich gleichmässig ohne starkes Wachstum der Einzelanlagen ausgebreitet hat und dass in einzelnen Zentren (H.R.Z., V.R.Z., B.Z. und Schw.Z.) die 3. Folge neu auftritt.

Ähnlich wie bei *Gallus* sind es auch hier wieder diejenigen Zentren (H.R.Z., V.R.Z., B.Z. und Schw.Z.), die innerhalb der 1. Folge schon vorauseilten. Die Sukzession ist also in grossen Zügen wieder dieselbe.

8. *Embryo vom 16. Bruttag* (N: Die Normentafeln geben vom 15. Tag an keine weitern Angaben mehr.): Länge = 37 mm. Die helle Eizahnkappe des Oberschnabels wird von einem Pigmentring umgeben. Scheitelfleck verschwunden. Unterarm: Hand = 1,1 : 1.

Das Stadium ist charakterisiert durch starkes Wachstum der 1. und 3. Federfolge, während sich die 2. Folge in einzelnen Zonen eher langsamer entwickelt. Die 3. Folge nimmt auch eine ganze Reihe von neuen Zentren in Beschlag.

Die Grössenverhältnisse der 1. Folge gehen aus den beigelegten Bildern hervor; die Verteilung selbst hat keine prinzipiellen Änderungen erfahren, sodass wir auf eine Darstellung der 1. Folge verzichten können.

Im H.R.Z. des Mittelrains ist die 2. Folge bis zu späten Papillenstadien vorgerückt, während die Anlagen im Zentrum selbst spätes Höckerstadium aufweisen. Die 3. Folge begleitet noch nicht alle Anlagen der 1. Folge; doch sind die Symmetrieverhältnisse bereits

zu erkennen: Die dorsalen Reihen zeigen am medianen Follikelrand je eine Anlage, während die lateralen Reihen bis zu 3 Anlagen auf der cephalen Seite des Follikels besitzen (s. Fig. 14, a). Die Anlagen der 2. Folge sind nicht von 3. Folge begleitet.

Im V.R.Z., dessen 2. Folge Höckerstadium zeigt, ist der Mittelrain ebenfalls mit den entsprechenden Anlagen ausgestattet. Die Verteilung dieser 2. Folge erfährt in der untern Halsseitenfläche eine besonders auffällige Hemmung; etwas oberhalb des Schulterzentrums ist nämlich eine quadratische Hautfläche von Anlagen noch vollkommen verschont und gegen seine Umgebung schroff abgeschnitten (s. Taf. 2, Fig. 9). Die 3. Folge, die bis in die Kopfregion das ganze Zentrum besetzt, fügt den einzelnen Federn der 1. Folge meist 2-3 Anlagen der 3. Folge zu.

Im B.Z. zeigt die 2. Folge in ihrer maximalen Ausbildung späte Papillenstadien. Die 3. Folge zeichnet sich durch grosse Regelmässigkeit in ihrer Anordnung aus, indem meist 2 Anlagen cephal bezw. median orientiert sind (s. Fig. 14, d).

In den Schenkelzentren zeigt sich insofern eine Änderung in der Ausbildung der 2. Folge, als auf diesem Stadium eine Differenzierung in 2 Wachstumstypen von Anlagen eintritt: Diejenigen Anlagen, die auf den Quer- und Längsverbindungen der Anlagen der 1. Folge liegen, wachsen schneller (späte Papillenstadien) als diejenigen, welche im dazwischenliegenden Bereich auftreten (Höcker) (s. Fig. 14, c). Die Besetzung mit 3. Folge geht bis zu 1-4 Anlagen pro Follikelwulst der 1. Folge, einige wenige Anlagen sind noch frei von 3. Folge.

Das Schulterzentrum beginnt, seinen caudalen Teil mit 3. Folge zu versorgen.

Die unregelmässige Verteilung der 2. Folge im Schwanzzentrum besteht noch; man beobachtet auffallend kleine, aber deutlich von der Haut sich abhebende Anlagen, deren Wachstum nur sehr langsam vonstatten geht. Die 3. Folge, die sich im ganzen Zentrum nachweisen lässt, tritt bei den stärksten Anlagen der Hauptreihen in der 4-5 Zahl auf, während die übrigen Anlagen nur 2 Exemplare besitzen.

Im Br.Z. hat die 2. Folge eine gute Steigerung der Entwicklung erfahren (späte Höcker); sie dehnt sich bis auf die Unterfläche des Schnabels aus.

Die 3. Folge steht erst in den ersten Anfängen ihrer Ausbreitung und Entwicklung.

Im Bauchfeld fällt die 2. Folge duch ihre regelmässige Anordnung auf, die mittleren Höckerstadien besetzen ausserhalb des Feldes auch die ganze Ventralmittelfläche. Die 3. Folge liegt erst innerhalb

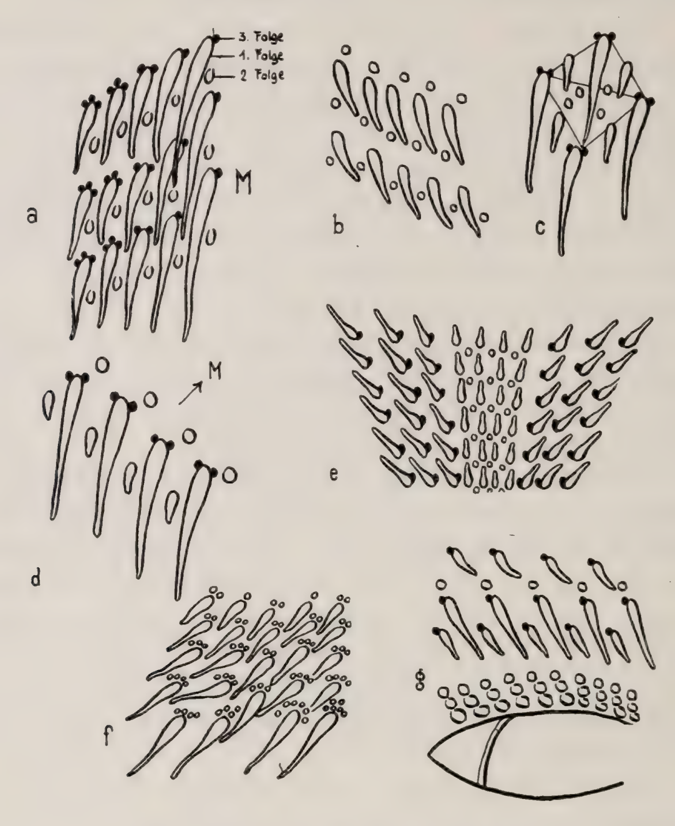


Fig. 14. — *Vanellus cristatus* Meyer.
Embryo vom 16. Bruttag.

a) H.R.Z., Anordnung der 3 Folgen. M = Mittelrain.
b) Bauchfeld, 1. und 2. Federfolge.
c) Schenkelzentrum, die beiden Wachstumstypen der 2. Folge.
d) Beckenzentrum, Anordnung der 3 Federfolgen, M = Mittelrain.
e) Scheitelzentrum, Mittelabschnitte, Anordnung und Symmetrieverhältnisse der 3 Folgen.
f) Partie aus dem linken Flügel in der Zone der diast. Lücke.
g) Partie aus dem Oberaugenstreif, alle 3 Folgen vorhanden.

der mittleren Reihen des Feldes ausgebreitet, sie ist nur schwer feststellbar.

Der diastataxische Flügel hat seine 2. Folge weiterhin von den

ursprünglichen Gebieten ausgehend sich ausdehnen lassen. Zwischen den 6 untersten Unterarmreihen finden sich bei den unteren Federanlagen 4-6 Anlagen der 2. Folge, während die oberen Anlagen nur einen Vertreter der gleichen Folge zeigen (s. Fig. 14, f).

Auch auf der Handfläche finden wir 2. Folge, die meist in einer Anzahl von 4 Exemplaren pro Feder vertreten ist. Die Daumenfläche besitzt nur schwache Anfänge der 2. Folge; dasselbe gilt für den Oberarm. Die 3. Folge fehlt der ganzen Flügelfläche.

Im Scheitelgebiet verteilt sich die 2. Folge (mittlere Höcker) auf die Schnabelwurzelzone, den Oberaugenstreif und die Unterschnabelfläche. Die 3. Folge des Scheitelzentrums hat die Anlagen der 2. Folge in ihrer Grössenentwicklung grösstenteils eingeholt; sie kommt z.T. auch in jenen Zonen vor, in denen die 2. Folge noch fehlt, wie z.B. in Teilen des Unteraugenstreifs.

Daneben findet sie sich in den äusseren Reihen des Mittelabschnittes bis hinauf zur Scheitelflecklücke und ebenso im Oberaugenstreif. Man beobachtet fast ausnahmslos nur die Einzahl bei den Anlagen der 3. Folge, daher lassen sich auch im Scheitelzentrum die Symmetrieverhältnisse der 3. Folge am klarsten übersehen:

Im Mittelabschnitt (s. Fig. 14, e) liegen die Anlagen immer auf der Medianseite der 1. Folge, sodass die Symmetrieachse sagittal zu liegen kommt. Im Oberaugenstreif finden sie sich stets auf der Dorsalseite der 1. Folge und im Unteraugenstreif umgekehrt immer auf der Ventralseite des Follikels. Im Überschneidungsgebiet dieser Streifen am hintern Augenrand dagegen sind 2 Anlagen pro Follikel vorhanden.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass vorläufig im Scheitelgebiet die einfachsten Symmetrieverhältnisse in bezug auf die 3. Folge bestehen.

9. *Embryonen vom 17.-19. Bruttag:* Länge = 38-45 mm. Oberschnabel über den Unterschnabel vorstehend, Eizahn des Oberschnabels als spitzer pigmentierter Höcker entwickelt, Eizahn des Unterschnabels nur schwach erhoben, Scheitelfleck fehlend.

Wie im letzten Stadium bezieht sich die Schilderung wiederum nur auf die 2. und 3. Federfolge; die 1. Folge zeigt selbstverständlich starkes Wachstum der Einzelanlagen, aber keine prinzipiellen Änderungen.

Innerhalb der 2. Folge ist in den meisten Zentren die Tendenz bemerkbar, zwischen den bereits vorhandenen Anlagen der 2. Folge einen neuen Schub von schwachen Anlagen einzuführen. Dies drückt sich im Vorhandensein zweier verschiedener Wachstumstypen aus, wie wir sie schon auf dem letzten Stadium im Schenkelzentrum feststellten. Die 3. Folge besetzt weitere Gebiete und vermehrt vor allem die Zahl der Anlagen pro Follikel.

Im Mittelrain des H.R.Z. sind neue Anlagereihen der 2. Folge hervorgetreten. Im Zentrum erreicht die 2. Folge spätes Papillenstadium, sie ist verhältnismässig dürftig entwickelt. Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum zu treffen, die Einzelanlagen sind gegen die Dorsalmittellinie orientiert. Einzig im Caudalabschnitt finden wir beidseitige Lage, also im Gesamten ähnliche Symmetrieverhältnisse wie bei *Gallus.*

Im V.R.Z. ist die 2. Folge im caudalen Teil schwach entwickelt und hinter der 1. weit zurückstehend. Im cephalen Teil aber sind die Anlagen durchschnittlich im späten Papillenstadium zu beobachten, und dort können sogar die beiden erwähnten Wachstumstypen unterschieden werden (*a.* frühes Fadenstadium, *b.* Höckerstadium). Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum vertreten, meist mit mehreren Anlagen pro Follikelwulst (maximal 4).

Im B.Z. unterscheiden sich die beiden Typen der 2. Folge durch ziemlich beträchtlichen Grössenunterschied (Papillenstadium-Fadenstadium). Die 3. Folge zeigt nur Grössenzunahme.

Im Sche.Z. hat der grössere der beiden auch hier zu treffenden Anlagentypen in seinem Wachstum beinahe die 1. Folge eingeholt, die Anlagen unterscheiden sich bloss noch durch einen deutlichen Unterschied im Durchmesser. Die 3. Folge hat sich wenig geändert.

Im Schu.Z. beschränkt sich die Verbreitung der 2. Folge immer noch auf die caudale Hälfte. Die 3. Folge zeigt ihre stärkste Entwicklung im caudalen Teil, in welchem sie oft die Follikelwülste der 1. Folge mit 5-6 dicht gedrängten Anlagen ausstattet.

Im Schwanzgebiet bleibt auffallenderweise die 2. Folge auf mittlerem Höckerstadium stehen; nur bei wenigen Anlagen ist ein weiteres Wachstum bis zu spätem Papillenstadium zu konstatieren. Umso stärker tritt die 3. Folge in Erscheinung, die mit 5-6 Anlagen pro Follikel oft dessen ganze Oberfläche belegt.

Im Brustgebiet sind sowohl im Zentrum selbst als auch auf der Ventralmittelfläche die beiden Typen 2. Folge festzustellen. Wir

wollen sie in Zukunft abkürzend mit bestimmten Buchstaben als 2. Folge *a* und 2. Folge *b* bezeichnen. Die erste zeigt im Brustzentrum spätes Papillenstadium, die letztere Höckerstadium. Während die 2. Folge *a* zahlenmässig nur schwach vertreten ist, dominiert auf diesem Stadium entschieden 2. Folge *b*, die das ganze Zentrum dicht besetzt. Die 3. Folge ist für das gesamte Zentrum obligatorisch.

Im Bauchfeld ist 2. Folge *b* überwiegend (Höcker), 2. Folge *a* (spätes Papillenstadium) nur spärlich anzutreffen; auf der Mittelfläche der Bauchseite sind beide Typen vorhanden. Die 3. Folge ist im caudalen Teil stärker vertreten als cephal.

Auf der Flügelfläche ist die 2. Folge bis zum oberen Rand und auch auf der Hand-, Daumen- und Oberarmfläche ausgebildet. Überall sind es mittlere Höckerstadien; von einer Differenzierung in zwei Wachstumstypen ist für den Flügel nichts zu bemerken (einzig auf dem Oberarm ist eine schwache Andeutung derartiger Verhältnisse zu beobachten). Die Verteilung der Anlagen ist eher unregelmässiger geworden durch deren Vermehrung. Auch auf der Unterseite des Flügels ist 2. Folge aufgetreten. Neu ist für die Flügelfläche die Ausbreitung einer 3. Folge auf der Daumen-, Hand- und Unterarmfläche (unterste Reihen). Überall sind aber die Anlagen äusserst schwach ausgebildet und nur als erste Andeutungen wahrnehmbar.

In den Mittelabschnitten des Scheitelzentrums ist die 2. Folge nicht weiter ausgebildet worden. Hingegen ist die frühere Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif sehr viel kleiner geworden und von 2. Folge weitgehend erfüllt. Ohrgebiet und Unterschnabelfläche zeigen eine sehr starke Besetzung mit 2. Folge. Die 3. Folge ist im ganzen Zentrum vorhanden.

Zusammenfassend soll auf diesem Stadium nochmals auf die Differenzierung der 2. Folge in zwei Wachstumstypen und auf die weitere Ausbreitung der 3. Folge hingewiesen werden.

10. *Embryonen kurz vor Schlüpfen:* Länge = 47-60 mm. Starke Pigmentierung des Schnabels und erstes Auftreten des Cutispigmentes in der Haut.

Die Anlagen der 1. Folge haben sich überall sehr stark verlängert, sodass ein dichtes Geflecht von langen, fadenförmigen

Federn auch die anlagenfreien Flächen mit überdeckt. Als solche kommen im Moment des Schlüpfens noch in Betracht:

1. Rückenmittelrain.
2. Ellbogenfläche.
3. Halsseitenfläche (unterer Teil).
3. Schmaler Streifen über dem Auge.

Die Augenbulbusflächen sind nun ganz mit Anlagen überdeckt. Es wird also fast die ganze Embryonalzeit benötigt, um die Oberfläche der Augen mit Anlagen bedecken zu können. Die Federscheiden der einzelnen Anlagen der 1. Folge liegen nur noch ganz locker auf, und oft löst sich bei der geringsten Berührung die



Fig. 15. — *Vanellus cristatus* M.
Schematische Darstellung des Einwachsens der 3. Federfolge (schwarze Punkte) auf den verschiedenen Entwicklungsstadien der 1. Folge.

Hülle los und lässt die Federn sich entfalten. Die Praepennae haben sich immer mehr in die Haut versenkt und bei dieser Gelegenheit z.T. auch bereits die 3. Folge in die Tiefe der Haut mitgenommen. An Hand einer Reihe von Präparationen lässt sich dieses Einwachsen auf die folgende Weise erklären (s. Fig. 15):

Wie wir aus den früheren Stadien ersehen konnten, tritt die 3. Folge etwa auf dem späten Papillenstadium der 1. Folge auf. In diesem Zustand sind die Anlagen erst mit geringen Follikeln ausgestattet, auf deren oberem Rand die Höcker der 3. Folge sitzen. Später werden die Follikelwülste mehr und mehr gehoben und mit ihnen auch die Anlagen der 3. Folge, sodass sie nun über der Hautfläche erhöht liegen. Mit dem weiteren Längenwachstum der Praepennae senken sich diese nun umgekehrt immer mehr in die Haut ein und damit wird nun offenbar auch die vorher aussen

liegende Fläche des Follikelwulstes nach innen gezogen, womit gleichzeitig das Verschwinden der 3. Folge in den letzten Embryonalstadien (s. auch *Gallus*) erklärt ist. Später werden sie, wie wir auch für *Vanellus* nachweisen können (s. p. 281), postembryonal wieder als Fadenfedern heraustreten. Dieses Einwachsen der 3. Folge durch die Einsenkung des Follikels 1. Folge erfolgt erst kurz vor Schlüpfen, aber derart unvermittelt, dass oft von einem Bruttag zum andern in gewissen Zentren die 3. Folge von der Oberfläche verschwunden ist. Die 2. Folge prägt ihre Differenzierung in zwei Wachstumstypen auf diesen letzten Embryonalstadien immer mehr aus.

Im H.R.Z. haben die Anlagen der 2. Folge im Mittelrain diejenigen der 1. Folge eingeholt, wenigstens was die Länge anbetrifft (der Durchmesser ist allerdings beträchtlich geringer). Im Zentrum selbst ist die 2. Folge nur spärlich vertreten in der Caudalzone, cephal ist 2. Folge *a* und *b* anzutreffen. Die 3. Folge ist bereits eingewachsen.

Im V.R.Z. weisen die Mittelrainanlagen der 2. Folge spätes Fadenstadium auf. Im Zentrum sind beide Typen vertreten. Die 3. Folge ist grösstenteils eingewachsen.

Auch das B.Z. zeigt 2. Folge *a* (lange Fadenstadien) und *b* (kurze Fadenstadien). Die 3. Folge ist bei den meisten Anlagen versenkt.

Im Sche.Z. ist die 2. Folge *a* von der gleichen Länge wie die Anlagen der 1. Folge, die 2. Folge *b* zeigt frühe Fadenstadien. Die 3. Folge ist nicht mehr auf der Oberfläche zu erkennen.

Das Schu.Z. zeigt nur im caudalen Teil 2. Folge, hier lassen sich nicht 2 Typen unterscheiden. Die 3. Folge ist eingewachsen.

Die 2. Folge des Schwanzzentrums hat ihre frühere Wachstumshemmung überwunden und ist in der Zwischenzeit bis zu frühen Fadenstadien vorgewachsen. Die 3. Folge ist bei einzelnen Anlagen noch in Form von kleinen, flachen, glänzenden Klümpchen erkennbar.

Das Brustzentrum zeigt eine 2. Folge, die so stark ausgewachsen ist, dass deren Anlagen (lange Fäden) kaum mehr von denjenigen der 1. Folge unterschieden werden können.

Die Brustmittelfläche enthält beide Typen der 2. Folge, die 3. Folge kann nicht mehr festgestellt werden.

Das Bauchfeld zeigt ziemlich entsprechende Verhältnisse. Die 3. Folge ist auch dort eingesenkt.

Auf dem Flügel ist die 2. Folge noch ungefähr in der gleichen Verteilung nachzuweisen.

Die 3. Folge ist (im Gegensatz zu anderen Zentren) bei zahlreichen Anlagen des Unterarms noch festzustellen, wenn auch in etwas reduziertem Zustand.

Ganz ähnliche Ausbildung zeigt das Scheitelzentrum. Auch dort sind die Anlagen der 2. Folge in ihrer Verteilung gleich geblieben, haben sich aber nicht stark vergrössert. Die 3. Folge ist z. T. noch erkennbar, ist aber sichtlich im Einwachsen begriffen.

Als wichtigste Veränderungen der Pterylose kurz vor dem Schlüpfen sind nach unserer Schilderung zu nennen:

1. Das starke Wachstum der 1. Folge.
2. Das weitere Bestehen von 2 Wachstumstypen innerhalb der 2. Folge.
3. Das Einwachsen der 3. Folge.

C. **Vergleich Vanellus-Gallus.**

Nachdem wir die ausführliche Schilderung der Embryonalpterylose von *Vanellus* durchgeführt haben, wollen wir kurz auf die wichtigsten Unterschiede gegenüber *Gallus* hinweisen.

Die 1. Federfolge verhält sich schon zeitlich (zufolge der verschiedenen Brutzeiten der beiden zu vergleichenden Arten) anders. Aber selbst wenn wir das Auftreten der Federanlagen mit relativen Entwicklungszeiten (in Bruchteilen der ganzen Brutzeit) angeben, bleiben diese Unterschiede bestehen: Bei *Gallus* finden wir die ersten Anlagen am Ende des ersten Drittels der Brutzeit (ca. 7 Tage), während diese bei *Vanellus* mit 11 Tagen, also erst gegen die Mitte der Brutzeit, auftreten. Mit anderen Worten, es steht dem Kiebitz ein viel geringerer Teil seiner Embryonalzeit für die Vorgänge der Federbildung zur Verfügung, als wir das bei *Gallus* fanden. Diese zeitliche Einschränkung findet nun ihren Ausdruck vor allem in einer viel konzentrierteren Aufeinanderfolge der einzelnen Zentren. Wir fanden ja tatsächlich, dass die meisten Zentren gleichzeitig auftraten. Besonders auffällig ist diese zeitliche Verschiebung und das, verglichen mit den anderen Federgebieten, vorgerückte Erscheinen bei den Schulter- und Brustzentren zu beobachten.

Wenn man von diesen starken zeitlichen Unterschieden absieht, so sind die Orte der Zentrenbildung am Körper im grossen und ganzen ähnliche. Es tauchen die gleichen Bezeichnungen wie bei *Gallus* wieder auf. Einzig im Gebiet der Ventralfläche sehen wir uns zu einer neuen Benennung veranlasst, indem wir dort von einem Bauch-f e l d sprechen, da die Anlagenverteilung und -gestaltung eine sehr gleichmässige ist. Es muss das als ein eher ursprüngliches Merkmal der Pterylose gewertet werden. Trotz dieser Gleichartigkeit in der Verteilung der 1. Folge sind doch für einzelne Zentren gewisse Abweichungen von den Verhältnissen bei *Gallus* zu nennen, die von theoretischer Bedeutung sind. So fanden wir, dass die beiden Rückenzentren bei *Vanellus* von Anfang an der Länge nach geteilt erscheinen, während sie bei *Gallus* unpaarig ausgebildet waren. Daraus ergibt sich sozusagen als logische Folge die Ausbildung eines dorsalen „Mittelrains“ bei *Vanellus*, der bei *Gallus* eigentlich bloss angedeutet ist und sicher nicht von Anfang an besteht. Diese doppelte Anlage der Rückenzentren möchte ich als Spezialisierung der Pterylose gegenüber dem einfacheren Verhalten bei *Gallus* hervorheben. Einen entsprechenden Unterschied fanden wir in der Ausbildung des Schwanzzentrums. Auch darin weicht *Vanellus* von der einfachen Reihenanordnung bei *Gallus* ab zugunsten einer Verschiebung der oberen Reihen gegenüber den Hauptreihen.

Die Diastataxie des Flügels dagegen ist nach Steiner eher als ein ursprüngliches Merkmal zu werten.

Die Abweichungen im Scheitelzentrum, vor allem die Spaltung seiner ersten Anlage in Mittelabschnitt und Oberaugenstreif, sind mit Leichtigkeit auf die Wachstumsverhältnisse von Augen und Gehirn zurückzuführen.

Besonders stark abweichend ist nun aber die Ausbildung der 2. Federfolge. Während wir bei den Galli eine Beschränkung auf ganz bestimmte Körperstellen vorfanden (Schwanz, Flügel, Halsseite und Brustmitte), die mit der postembryonalen Ausbildung der 1. Folge an jenen Stellen in engem Zusammenhang steht, finden wir bei *Vanellus* eine maximale Ausdehnung dieser Federfolge auf die sämtlichen Zentren und den Grossteil der von der 1. Folge verschonten Hautpartien. Einzig in der quadratischen Fläche der Halsseite ist ein vollkommener Mangel von Anlagen auch der 2. Folge zu beobachten. Ich möchte diese Tatsachen so deuten,

dass bei dieser 2. Ontogenesenstufe das Dunenkleid nicht nur der 1. Folge (Praepennae), sondern auch dasjenige der 2. Folge (Praeplumae) eine sehr viel beträchtlichere Rolle spielt als bei der 1. Ontogenesenstufe, wo schon frühzeitig die definitiven Konturfedern mit entsprechenden Wärmeschutzeinrichtungen hervortreten. Das wird noch durch die weitere Beobachtung unterstrichen, wonach nicht nur ein, sondern im Grunde genommen zwei Schübe von Anlagen der 2. Folge (unsere 2. Folge *a* und *b*) entwickelt und in den einzelnen Zentren verteilt werden. Es ist dies offensichtlich als eine maximale Ausbildung der 2. Folge überhaupt zu werten, während bei den Galli gleichsam „noch nicht" die volle Ausbildung der 2. Folge erreicht ist. Diese Deutung entspricht der Auffassung, dass in der 2. Ontogenesenstufe das Dunenkleid der Nestflüchter eine maximale Ausbildung erfährt.

Die 3. Folge schliesslich scheint bei beiden Formen annähernd dieselbe Bedeutung zu haben, der Prozess des Einwachsens läuft in den letzten Embryonalstadien ähnlich ab und auch die Symmetrieverhältnisse ihrer Verteilung sind, soweit beobachtet, entsprechende.

D. **Die Embryonalpterylose von Fulica atra L.**

Eine Gattung aus der Gruppe der Galliformes (*Gallus*) vertritt in unserer bisherigen Darstellung der Pterylosen den Typus einer ursprünglichen Ontogenese mit früher Flugfähigkeit. *Vanellus* wurde aus der Gruppe der Charadriiformes als Beispiel aus der 2. Ontogenesenstufe nach PORTMANN gewählt. Damit kann aber die Schilderung von Pterylosen dieser 2. Stufe nicht abgeschlossen werden, sondern wir wählen als weitere Gruppe eine durch zahlreiche Sonderentwicklungen gekennzeichnete und aufschlussreiche, nämlich diejenige der Ralli. Wir benützen als Beispiel aus dieser Formenreihe *Fulica atra* L., das Blässhuhn. Es rechtfertigt sich eine ausführliche Darstellung seiner Embryonalpterylose aus verschiedenen Gründen. Vorerst fehlt in der Literatur jegliche zusammenhängende Beschreibung der Pteryloseverhältnisse dieser Gruppe auf embryonalen Stadien. Andererseits schliesst sich die Gruppe, wie wir dem GADOW'schen System entnehmen können, sehr gut an die bereits besprochenen Charadriiformes an: „Die nächsten Verwandten der Charadriiformes sind die Gruiformes", innerhalb derer er die Rallen als Untergruppe einreiht. „Beide

zusammen bilden einen starken Ast, dem sich dann die Galliformes anschliessen." Ein dritter Grund, der uns zu einer ausführlichen Darstellung veranlassen kann, ist die Tatsache, dass wir es mit einer phylogenetisch alten Gruppe zu tun haben, was schon aus ihrem fossilen Vorkommen und aus ihrer kosmopolitischen Verbreitung hervorzugehen scheint. Weiterhin vermag uns auch die oft zu treffende und auch für *Fulica* doch z. T. nachweisbare Reduktion der Flugfähigkeit (s. Postembryonalentwicklung von *Fulica*, p. 285) zu interessieren, die sich bei einzelnen Vertretern der Ralli, deren Vorkommen sich auf wenige Ozeanische Inseln beschränkt, bis zur vollkommenen Flugunfähigkeit gesteigert hat. Auch die erwiesenermassen nachträgliche Anpassung an das Wasserleben, die für *Fulica* gilt, und die HEINROTH mit der Bezeichnung „einer ins Wasser gegangenen Ralle" charakterisiert, muss gewisse Auswirkungen innerhalb der Federbildungsvorgänge hinterlassen haben. Schliesslich kann für *Fulica atra* speziell die Entwicklung ganz besonders hervorstechender juveniler Kopfzeichnungen auf der Grundlage einer Entwicklung von speziellen Kölbchenanlagen ein gewisses Interesse beanspruchen.

Auch bei *Fulica* handelt es sich, wie oben schon erwähnt, um einen Vertreter der 2. Ontogenesenstufe, also um einen Nestflüchter mit dichtem, gut entwickeltem Nestlingsgefieder. Gerade das letztere hat aber in der Darstellung seiner postembryonalen Verhältnisse bis jetzt noch nicht die Beschreibung erfahren, die ihm gebührt, sind doch selbst bis in das Werk von STRESEMANN im KÜKENTHAL'schen Handbuch mehrere unrichtige oder ungenaue Angaben über das Nestkleid einiger Rallen eingegangen, die einer Korrektur bedürfen. Die Grundlage dazu müssen wir aber vorerst durch die Darstellung der embryonalen Pterylose schaffen, wobei wir allerdings die Pigmentierungsverhältnisse grösstenteils unberücksichtigt lassen müssen.

1. *Embryonen vom 4.-7. Bruttag.*

Die frühesten Stadien, die untersucht wurden, sind charakterisiert durch den vollständigen Mangel an äusserlich auffälligen Integumentgebilden: Es fehlen sowohl Skleralpapillen als auch Nickhautanlagen, sowie irgendwelche Federanlagen. Die Lidanlagen sind erst in den frühesten Anfängen feststellbar. Bis zum 5. Bruttag sind die Kiemenspaltenanlagen noch deutlich zu erkennen.

2. *Embryo vom 8. Bruttag.*

Bis zum 8. Tag haben sich die Augenlider stärker vorgewölbt und die erste Nickhautanlage, die etwa einen Sechstel des Augenumfanges in Anspruch nimmt, ist ausgebildet worden.

Die ersten Federanlagen, die wir bei einem Embryo mit etwas weniger als 8 Tagen Brutzeit vorfanden, sind in Form einer Doppelreihe zu beiden Seiten eines von allem Anfang an deutlich in Erscheinung tretenden „Mittelrains" angeordnet. Man zählt auf der ganzen Längserstreckung insgesamt 19 Anlagen, die aber im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Formen von der Schwanzfläche bis auf die Höhe des Schultervorderendes ohne Unterbrechung durchziehen, also bis in diejenige Region hineinragen, die bei den bisher beschriebenen Arten von einem V.R.Z. in Anspruch genommen wurde. Von einem vorderen Zentrum ist aber auf diesem Stadium keine Spur vorhanden. Diese Tatsache muss ganz besonders festgehalten werden und scheint mir von grosser Bedeutung zu sein.

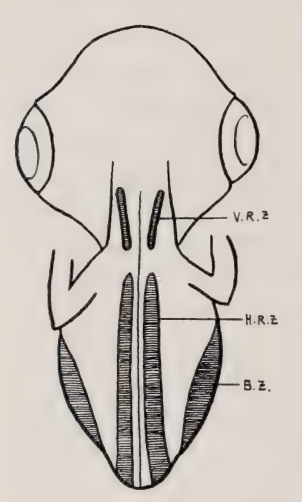


Fig. 16. — *Fulica atra* L. Embryo vom 8. Bruttag. Dorsalansicht.

Bei einem etwas älteren Embryo von genau 8 Tagen Brutzeit sind die Federanlagen stärker ausgebreitet. Die eine Reihe des oben genannten Rückenzentrums hat sich jederseits auf 3-4 vermehrt, und dazu kommt nun auf jeder Körperseite etwa in der Mitte der Oberhalsfläche je eine Reihe von 7-8 Anlagen, die leicht schräg nach aussen (s. Fig. 16) zieht und vom eigentlichen Rückenzentrum deutlich abgetrennt ist.

Diese erste Andeutung eines V.R.Z. weicht von den bisher getroffenen Verhältnissen sehr weitgehend ab.

Als weitere Zentren sind noch zu nennen: jederseits ein Beckenzentrum (4-5 Reihen mit maximal 15 Anlagen) und ganz caudal je ein Schwanzzentrum, das vorläufig erst aus einer sehr schwach entwickelten Anlagenreihe besteht.

Die übrigen zukünftigen Anlagengebiete sind z. T. bereits in Form von Anlagenleisten zu erkennen (Schultergebiet und Brustgebiet).

3. *Embryo vom 9. Bruttag:* Länge = 18 mm. Erste Ausbildung der Skleralpapillen: rechtes Auge: 13
linkes Auge: 14.
Nickhaut einen Drittel des vorderen Augenrandes umfassend, Lidränder stark vorstehend.

Auf der Rückenfläche sind die Verhältnisse derart anders gestaltet als bei den bisher besprochenen Formen, dass wir etwas ausführlicher darauf eingehen müssen. Auf dem 9-Tagestadium ist die Bedeckung mit Anlagen eine gleichmässig durchgehende, die in Form von 2 Bändern (Breite 5-7 Anlagen) zu beiden Seiten des „Mittelraines" von der Schwanzfläche bis auf die Höhe der Ohröffnungen reicht. Der Charakter eines Zentrums ergibt sich schon aus der langsamen Abnahme der Anlagengrösse und ihrer Differenzierung in cephaler Richtung. Die früheren Einzelreihen zu beiden Seiten der Rückenfläche, die man als eine allerdings nur schwache Andeutung eines V.R.Z. deuten muss, sind so vollständig in das erwähnte Anlagenband aufgenommen worden, dass man kaum mehr einen Unterschied in der Anlagenausbildung erkennen kann und wir in Zukunft dementsprechend nur noch von einem einheitlichen Rückenzentrum sprechen werden. Diese auffällige und vollkommene Verschmelzung zu einer Einheit auf derart frühen Stadien ist gewiss nicht bedeutungslos in der Wertung der ganzen Pterylose. Die Doppelseitigkeit (Länge 40 Anlagen) dieses Zentrums geht allerdings nicht bis zur Schwanzfläche durch, sondern der unterste Abschnitt des Rückenzentrums ist auf eine Länge von 16 Anlagen unpaarig und median gelagert. Dementsprechend geht auch der „Mittelrain" in caudaler Richtung nicht ganz durch. Die Anordnung der Einzelanlagen ist eine auffallend reguläre und nach den früher schon gefundenen Orthogonalenreihen gerichtete. Als besonders hervorstechende Tatsache ist noch zu erwähnen, dass der vorderste bis zur Ohröffnung reichende Teil des Rückenzentrums nur durch eine schwache Anlagenreihe jederseits vertreten ist.

Das Beckenzentrum hat sich auf 8-9 Anlagenreihen verstärkt, die durch dichte Lagerung der einzelnen schwachen Anlagen auffallen, daneben sind noch 2 weitere Reihen von dorsalwärts

anschliessenden Anlagen zu erwähnen, die im Gegensatz zum eben beschriebenen Teil des Zentrums eine sehr lockere Anordnung von durchschnittlich grossen Anlagen (s. Fig. 17, b) zeigen.

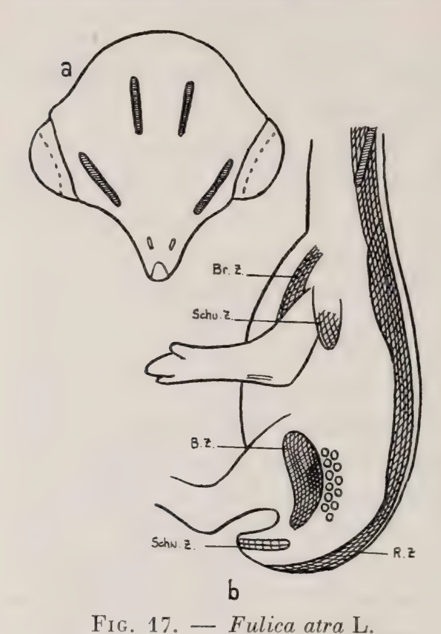


FIG. 17. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 9. Bruttag.
a) Scheitelfläche, Federanlagenleisten.
b) Übrige Körperzentren.

Das Schwanzzentrum weist auf diesem Stadium 2 Hauptreihen mit je 7 dicht aneinander gereihten Anlagen auf. Die untere d.h. ursprünglichere Reihe ist die stärker ausgebildete. Die Schulterzentren bestehen aus 3 kurzen, nur schwach angedeuteten Reihen.

Auf der Brustfläche liegt auf jeder Seite ein deutliches Brustzentrum, bestehend aus 4 Reihen, deren Anlagen eine Zunahme ihrer Grösse in lateraler und caudaler Richtung erfahren.

Die Bauchfläche zeigt noch keine Anlagen.

Auf dem Unterarm tritt eine erste, unterste Anlagenreihe mit nur schwachen Anlagen hervor.

Auf der Scheitelfläche lassen sich vorerst bloss 2 Federanlagenleisten ohne individualisierte Anlagen feststellen.

Die eine folgt der Richtung des oberen Augenrandes, die andere läuft etwas seitlich verschoben parallel der Scheitelmittellinie (s. Fig. 17, a).

4. *Embryo vom 10. Bruttag:* Länge = 27 mm. Der Skleralring des Auges ist geschlossen, er weist 15 Papillen auf und ist noch nicht von der Nickhaut bedeckt. Erste Anlage der für *Fulica* typischen Stirnplatte; sie ist an der Basis breit und läuft nach oben spitz aus.

Um die Angaben über Anlagenverteilung möglichst kurz fassen zu können und vor allem zur Vermeidung von Wiederholungen

weisen wir auf die beigefügte Projektionsdarstellung (s. Fig. 18), die nach dem gleichen Prinzip hergestellt wurde wie diejenigen von *Gallus*. Es sollen nur einige Ergänzungen für das Verständnis der wichtigsten Veränderungen gegeben werden.

Das einheitliche Rückenzentrum fällt im cephalen Teil durch eine nur geringe Verlängerung, dagegen durch eine starke seitliche Ausbreitung mit Hilfe von grossen, aber locker und unregelmässig verteilten Anlagen auf, die sogar im obersten Viertel auf die Halsunterfläche und daran anschliessend auch auf die Schnabelunterfläche übertreten. Der „Mittelrain" reicht cephal bis zum Vorderende des Schulterzentrums, während er caudal durch neu auftretende Anlagen verkürzt worden ist. Das führt gleichzeitig zu einer relativen Verlängerung des unpaaren Abschnitts des Rückenzentrums. Die Einzelanlagen erreichen mittleres Höckerstadium.

Das Beckenzentrum zeigt immer noch eine Differenzierung in Hauptreihen (9) und lockerer angeordnete Nebenreihen (7), die sich beide beträchtlich ausgebreitet haben. Das Schwanzzentrum hat sich mit 3 Reihen auf die Unterseite erweitert.

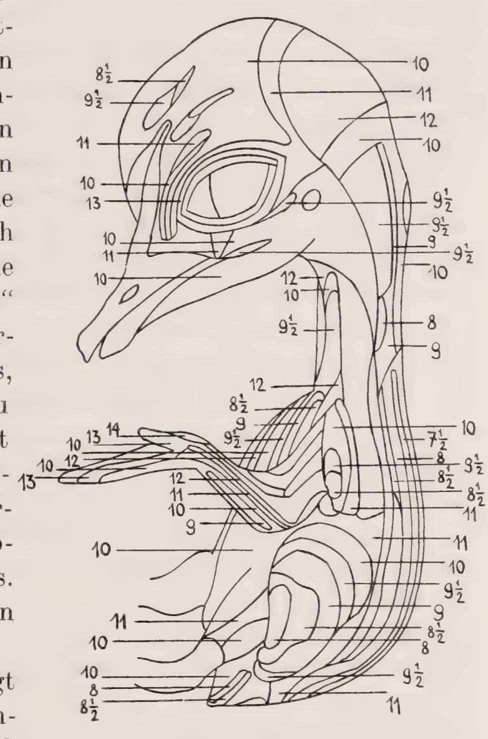


FIG. 18. — *Fulica atra* L.
Ausbreitung der ersten Federfolge (Praepennae).
Die Ausbreitungskurven der Embryonalstadien wurden in das Stadium des 13. Bruttages projiziert.
Seitliche Ansicht.

Das Schulterzentrum zeigt 9 Längsreihen mit 18-20 Anlagen.

Das Brustzentrum, das seinen Zentrumscharakter durch eine Abnahme der Anlagengrösse in cephaler und medianer Richtung wahrt, erreicht seine cephale Grenze im obersten Viertel der Unterhalsfläche an derjenigen Stelle, an der es mit dem Unterhalsteil

des Rückenzentrums zusammentrifft. Dort ist auch die obere Grenze der anlagenfreien Halsseitenfläche zu treffen.

Ein Bauch f e l d überdeckt vom 10. Bruttag an die caudale Bauchfläche in vollkommen gleichmässiger Verteilung, es ist bloss vom Brustzentrum noch abgetrennt. Wir finden also auch bei *Fulica* typischen Feldcharakter im caudalen Teil der Bauchfläche.

Die Schenkelfläche wird wie bei den bereits beschriebenen Gattungen von zwei Teilzentren aus mit Anlagen versorgt. Die Unterseite des Schenkels erhält ihre Anlagen vom Bauchfeld aus.

Der Flügel, der durch einen relativ kurzen Handabschnitt gekennzeichnet ist, besitzt 3 Unterarmreihen, in denen die diastataxische Lücke von Anfang an erkennbar und deutlich entwickelt ist. *Fulica* zeigt also hierin gleiche Verhältnisse wie *Vanellus.* Auf der Handfläche liegen erst 2 schwache Anlagenreihen.

Zu beiden Seiten der Stirnplatte haben sich die früheren Federanlagenleisten zu Seitenabschnitten eines Scheitelzentrums von 6 Anlagen Breite entwickelt. Davon abgetrennt liegt jederseits ein Oberaugenstreif (5 Anlagen Breite), der sich ebenfalls aus der entsprechenden Anlagenleiste gebildet hat. Ein kurzer Unteraugenstreif (4 Anlagen Breite) entsteht im Anschluss an ein isoliertes Ohrzentrum. Auffällig ist dabei der vollständige Mangel irgendwelcher anlagenfreier Flächen um die Ohröffnung herum (vergl. *Gallus* und *Vanellus*).

5. *Embryo vom 11. Bruttag:* Länge = 26 mm. Skleralring zur Hälfte vom untern Nickhautrand überwachsen, Stirnplatte verbreitert.

Auf dem Stadium von 11 Tagen tritt für *Fulica* zum ersten Mal die 2. Federfolge auf. Trotzdem noch nicht alle Hautflächen mit Anlagen dieser Folge ausgestattet sind, fällt doch schon auf, dass wir es nicht mit einer beschränkten Verteilung auf einige wenige Hautflächen zu tun haben, sondern dass eine allgemeine Verteilung der Anlagen ähnlich dem *Vanellus*-typus vorliegt.

Im Rückenzentrum (s. Fig. 19), das die Verbindung mit dem Beckenzentrum hergestellt hat (7 Längsreihen pro Hälfte), dringen die Anlagen der 2. Folge von der Mitte aus bis in die 3. Längsreihe der 1. Folge vor. Auch der „Mittelrain" ist mit mehreren Reihen dieser Folge ausgestattet. Im oberen Cephalgebiet, das durch 2 besonders stark entwickelte Längsreihen der 1. Folge

ausgezeichnet ist, fehlt sie allerdings noch, ebenso in den caudalen Zonen des Zentrums. Trotz der noch nicht vollständigen Besetzung fällt einem von Anfang an auf, dass sich das Rückenzentrum auch im Verhalten der 2. Folge als Einheit darstellt.

Das Beckenzentrum, das mit seiner 1. Folge seine maximale, relative Ausdehnung auf dem Körper erreicht hat, weist innerhalb der 3 äussersten lateralen Hauptreihen einige schwache Anfänge von 2. Folge auf.

Auch im Schwanzzentrum sind nur wenige Anlagen dieser Folge dorsal von der oberen Hauptreihe zu verzeichnen.

Im Schulterzentrum, das sich nur wenig vergrössert hat, fehlt noch jede Spur einer 2. Folge.

Brustzentrum und Bauchfeld unterscheiden sich weiterhin durch die Verschiedenheit in ihrer Anlagenverteilung; das erste bewahrt Zentrencharakter, das letztere bleibt ein deutliches Anlagenfeld (Ausbreitung s. Projektionsdarstellung Fig. 18). Das Brustzentrum erreicht seine Cephalgrenze im oberen Viertel der Unterhalsfläche; dort grenzt es an den Unterteil des Rückenzentrums an. 2. Folge fehlt auf der ganzen Ventralfläche. Das gleiche gilt für Flügel und Scheitelzone, während andererseits auf der Schenkelfläche anschliessend an die 2. Folge des Beckenzentrums einzelne Anlagen zu treffen sind. Auf der Flügelfläche hat eine Vermehrung der Reihen der 1. Folge stattgefunden: 4 Unterarmreihen, 3 Oberarmreihen, 2 Handreihen.

Fig. 19. — *Fulica atra* L. Embryo vom 11. Bruttag. Partie aus dem Rückenzentrum, 1. und 2. Federfolge.

Auf der Kopffläche schliessen sich die Teilzentren immer näher aneinander und füllen die Anlagenlücken aus (s. Verteilungsschema).

6. *Embryonen vom 12. und 13. Bruttag:* Länge = 30 mm. Skleralring vollständig von der Nickhaut überwachsen. Erstes Auftreten der Laufschilder, Nasenöffnungen vorhanden, aber noch nicht nach aussen durchgebrochen, erste Anlage des oberen Eizahnes.

Ausser der weiteren Entwicklung der 2. Folge muss auf diesen Stadien vor allem auch wieder auf die Ausgestaltung der 1. Folge geachtet werden, die eine äusserst auffällige Differenzierung ihrer Einzelanlagen zeigt, welche bis jetzt noch nicht angetroffen wurde.

Im Rückenzentrum z. B., das in den mittleren Zonen seiner Längserstreckung bereits frühe Fadenstadien aufweist, haben die beiden vorderen, hervorstechenden Längsreihen auf der Höhe der Ohröffnungen zwei deutlich verschiedene Sorten von Anlagen ausgebildet (s. Fig. 20, a): Die weiter fortgeschrittene zeigt frühe Fadenstadien, dazwischen entwickeln sich Anlagen auf frühem Höckerstadium. Genau das gleiche zeigt sich etwas weniger drastisch

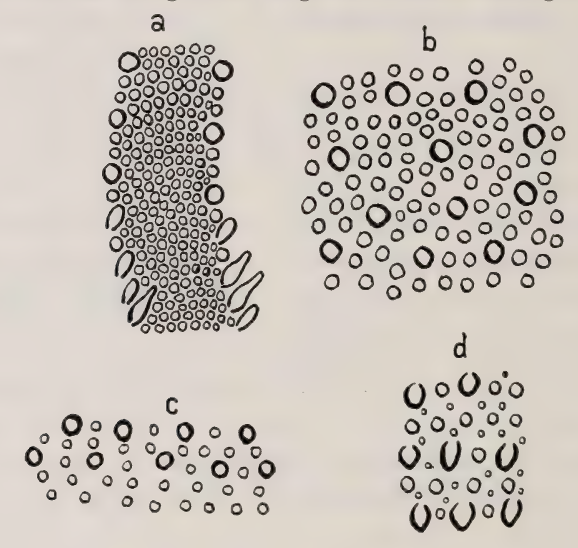


Fig. 20. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 12. Bruttag.

a) Vorderster Teil des Rückenzentrums: 2 Sorten von Anlagen der 1. Folge.
b) Unterschnabelfläche.
c) Hinterkopffläche.
d) Partie aus dem Beckenzentrum, 2 Sorten der 1. Folge und kleine Anlagen der 2. Folge.

ausgebildet auch im ganzen Hinterkopfgebiet (s. Fig. 20, c) und im Unterschnabelteil des Rückenzentrums (s. Fig. 20, b). Einzig im Gebiet des Scheitelflecks sind diese Unterschiede nicht festzustellen.

Man gewinnt aus diesen Beobachtungen den Eindruck, dass einzelne der vorher gleich ausgebildeten Anlagen der 1. Folge im

Wachstum ganz beträchtlich vorauszueilen beginnen. Diese Tatsache, die wir bei typischen Nesthockern in Form einer sehr viel stärker ausgebildeten Differenzierung einiger weniger Embryonaldunen und der Reduktion der Grosszahl der übrigen ebenfalls auffinden können, scheint uns trotz des späteren Ausgleichs auch bei *Fulica* der Erwähnung wert. Dass es sich bei diesen kleineren Anlagen nicht um die 2. Federfolge handeln kann, geht daraus hervor, dass die 2. Folge zwischen den eben genannten Anlagen in gewohnter Verteilung und Grössenentwicklung auftritt (s. Fig 21). Die Schwierigkeit der Unterscheidung von 1. und 2. Folge tritt sehr viel mehr in den sog. „Rain"Gebieten zu Tage, wo es vor allem in den Randzonen oft fast unmöglich ist, jetzt schon genau zu entscheiden, ob es sich bei einer in Frage stehenden Einzelanlage um 1. oder 2. Folge handelt. In Figur 21 b sind diese Verhältnisse für das Übergangsgebiet zwischen Rückenzentrum und Schulterzentrum („Halsseitenrain") abzulesen. Auch diese Tatsachen, wie die früher schon erwähnten Umgestaltungen im „Mittelrain" erweisen wieder erneut die Oberflächlichkeit der Unterteilung von Federbezirken in Raine und Fluren.

Die 2. Federfolge besetzt das Rückenzentrum cephal bis an das vorderste Viertel des Oberhalses, wobei auch der „Mittelrain" mit mehreren Reihen dieser Folge versehen wird.

Die Einzelanlagen (Höckerstadien) liegen stets zwischen den Schrägreihen der 1. Folge, nicht innerhalb derselben. Im vordersten Abschnitt des Rückenzentrums reichen vorläufig die Abstände zwischen den Anlagen der 1. Folge nicht aus, um eine Einschiebung von 2. Folge überhaupt möglich zu machen.

Das Beckenzentrum, das schon auf früheren Stadien eine Differenzierung in Haupt- und Nebenreihen zeigte, bildet, ebenso wie das Rückenzentrum, 2 Sorten von 1. Folge aus, und zwar vorwiegend innerhalb der Nebenreihen (s. Fig. 20, d). Auch hier liegt dazwischen die 2. Folge mit sehr schwach entwickelten Anlagen auf dem Höckerstadium, die bereits das ganze Beckenzentrum in Beschlag nehmen.

Im Schwanzzentrum haben sich die Zahlenverhältnisse der 1. Folge wenig geändert, hingegen sind die einzelnen Anlagen bereits zu langen Fäden ausgewachsen. Die 2. Folge schiebt sich von dem Raum zwischen den Hauptreihen ausgehend zwischen die unteren und oberen Reihen ein.

Im Schulterzentrum ist die maximale Grössenentwicklung der 1. Folge (lange Fadenstadien) im caudalen Teil zu treffen. Die 2. Folge nimmt erst ungefähr die caudale Hälfte des Zentrums ein.

Das Brustzentrum, dessen Caudalanlagen auf mittlerem Fadenstadium stehen, lässt seine Schrägreihen ohne Unterbrechung in diejenigen des Bauchfeldes übergehen. Die frühere Grenze zwischen

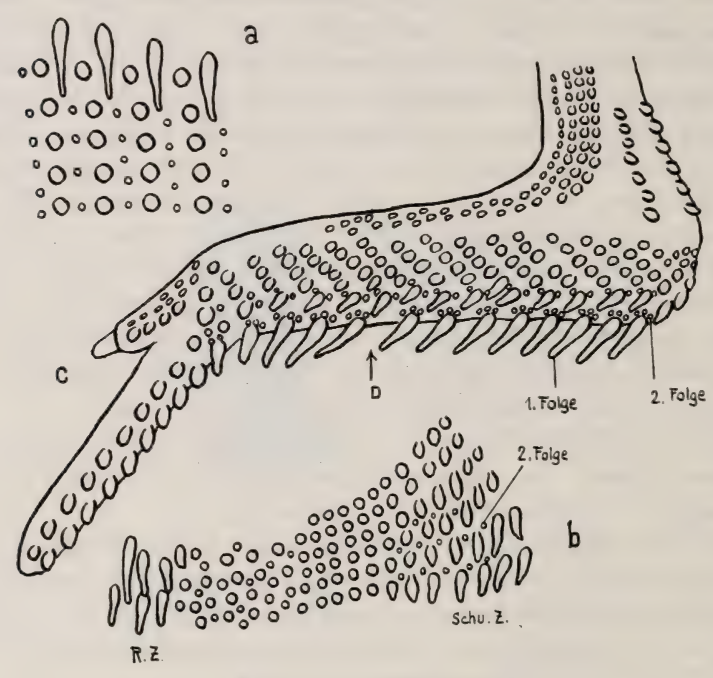


Fig. 21. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 13. Bruttag.

a) Rückenzentrum, Verteilung von 1. und 2. Folge.
b) Übergangszone zwischen Rükkenzentrum (R.Z.) und Schulterzentrum (Schu. Z.).
c) Linker Flügel, diastataxische Lücke (D), Ausbreitung der 2. Federfolge.

den beiden Anlagenbezirken ist einzig aus einer kleinen Knickung dieser durchgehenden Reihen zu erkennen. Die 2. Folge besitzt erst wenige schwache Vertreter im Unterhalsteil des Zentrums.

Im Bauchfeld, dessen Anlagen immer noch durchwegs gleich entwickelt sind (Papillenstadien), tritt die 2. Folge zuerst in den caudalen und lateralen Bezirken auf.

Der Schenkel ist bereits auf dem 12. Bruttag in dichter Besetzung mit 2. Folge (mittlere Höcker) ausgestattet. Die Anlagen der 1. Folge zeigen daneben frühes Fadenstadium.

Auf dem diastataxischen Flügel liegen am 13. Bruttag 7 Unterarm- und 2 Handreihen, während das 2. Flügelzentrum immer noch von diesen Anlagen getrennt und der Oberarm nur zum Teil besetzt ist. In der untersten Unterarmreihe, die bereits um die basale Kante herum verschoben wird, fällt die diastataxische Lücke und vor allem auch eine Wachstumshemmung bei einer einzelnen Anlage auf, die ganz distal auf der Höhe der 1. Reihe liegt (s. Fig. 21, c). Die 2. Folge hat die Räume zwischen den 3 basalen Unterarmreihen belegt. Meist liegen 3 kleine Anlagen in einer Gruppe dicht beisammen.

Das Scheitelzentrum hat sich insofern verändert, als es seine einzelnen Teile untereinander in Verbindung gesetzt und sich auch gegen die Schnabelwurzel hin vergrössert hat (s. Verteilungsschema). Ebenso sind am 13. Bruttag die Lidränder mit Anlagen der 1. Folge besetzt. Die 2. Folge zeigt erste Anfänge ihrer Entwicklung im Oberaugenstreif und im Seitenabschnitt.

In den besprochenen Stadien fanden wir neben der stärkeren Ausbreitung der 2. Federfolge als neue Erscheinungen der Pterylose in erster Linie die Differenzierung der Anlagen innerhalb der 1. Folge in rascher wachsende und langsamer fortschreitende.

7. *Embryonen vom 14.-16. Bruttag.*

Auf diesen weiteren Embryonalstadien sind es neben dem starken Wachstum der Einzelanlagen vor allem drei Vorgänge, die das Bild der Pterylose wesentlich verändern:

1. Die starken Unterschiede in der Grössenentwicklung der beiden Sorten der 1. Folge haben sich z. T. etwas ausgeglichen.
2. Es tritt eine 3. Federfolge in ähnlicher Weise wie bei den früheren Formen auf.
3. Im vorderen Scheitelgebiet machen die bis jetzt typischen Anlagen der Seitenabschnitte eine eigentümliche Entwicklung durch, indem sie sich z. T. zu stark aufgeblähten „Kölbchenanlagen“ ausgestalten.

Für die Betrachtung der weiteren Ausbreitung der 1. Folge verweisen wir in erster Linie auf die Verteilungsskizze (s. Fig. 18).

Das Rückenzentrum zeigt eine starke Zunahme der Anlagengrösse bis zu langen Fadenstadien, wogegen im „Halsseitenrain“ und im mittleren Oberhalsteil ein Zurückbleiben der Anlagen festzustellen ist. Die ursprünglich verschiedenen Sorten von Anlagen der 1. Folge haben ihre Grösse gegenseitig ausgeglichen, sodass der Unterschied trotz des weiteren Wachstums weniger krass zu Tage tritt als auf den letzten Stadien. Die 2. Folge überdeckt das ganze Zentrum bis über die Ohröffnungen hinaus. Die 3. Folge tritt neu hinzu, und zwar innerhalb der mittleren Reihen auf den schwachen Follikelwülsten liegend und gegen die Dorsalmittellinie gewendet. Im Beckenzentrum hat die 1. Folge ebenfalls ausgeglichene Anlagengrössen. Die 2. Folge hat sich wenig geändert, sie ist in ihrer Entwicklung bis zu späten Höckern gelangt. Die 3. Folge findet sich auf den Follikelwülsten der Hauptreihen. Das Schwanzzentrum zeigt noch die gleiche Zahl von Anlagen 1. Folge, die in den Hauptreihen zu auffallend langen, stark pigmentierten Fäden geworden sind. Die 2. Folge besteht aus späten Höckerstadien und die 3. Folge ist in ersten Andeutungen in den Hauptreihen vertreten.

Das Schulterzentrum ist nun vollständig mit Anlagen der 2. Folge besetzt, die sich auf engem Raum dicht zusammendrängen und den ersten Anlagen der 3. Folge auf den Follikelwülsten nur wenig Platz lassen (s. Fig. 22, a).

Im Brustzentrum ist die Anordnung der 2. Folge eine sehr regelmässige (s. Fig. 22, b), das ganze Zentrum ist in entsprechender Weise besetzt. Die 3. Folge fehlt noch.

Dasselbe gilt für das Bauchfeld; nur ist dort die Zahl der Anlagen 2. Folge geringer als im Brustzentrum.

Besonders dicht ist aber die Besetzung im Schenkelzentrum, sowohl für die 2. als auch 3. Folge (s. Fig. 22, e).

Auf dem Flügel fehlt die 2. Folge nur noch an der oberen Unterarmkante, im Daumengebiet und auf der Innenkante des Oberarmes. Die 3. Folge hat sich in die drei basalen Reihen des Unterarmes und bei der untersten Handreihe eingeschoben.

Im Scheitelzentrum ist noch die stärkste Differenzierung innerhalb der 1. Folge zu beobachten (s. Fig. 22, f).

Besonders hervorstechend ist aber die Entwicklung der Scheitelanlagen zu beiden Seiten der Stirnplatte: In einem scharf umschriebenen Bezirk sind die Anlagen der 1. Folge durch eine beträchtliche

Aufblähung der mittleren Partie gekennzeichnet (s. Fig. 22, d und Taf. 2, Fig. 13), während die Basalteile normal entwickelt und die Spitzen etwas in die Länge gezogen erscheinen. Gleichzeitig fällt der Mangel oder zum mindesten die Verringerung des Melaningehaltes

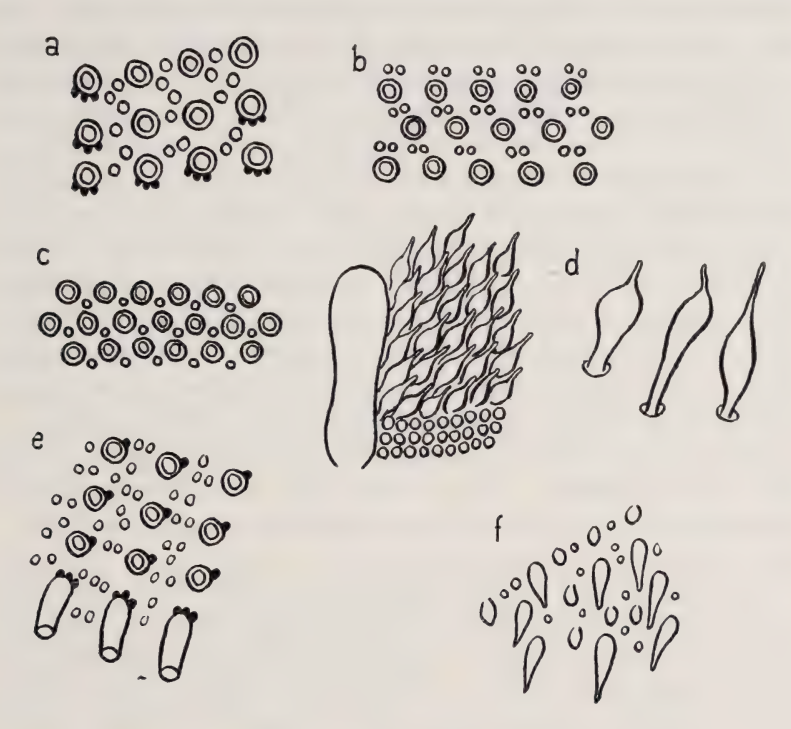


Fig. 22. — *Fulica atra* L.
Embryo vom 15½. Bruttag.

a) Partie aus dem Schulterzentrum, Verteilung der drei Federfolgen.
b) Partie aus dem Brustzentrum, 1. und 2. Folge.
c) Partie aus dem Bauchfeld, 1. und 2. Folge.
d) Partie aus dem Scheitelzentrum auf der linken Seite der Stirnplatte, Kölbchenanlagen, rechts 3 einzelne Anlagen.
e) Partie aus dem Schenkelzentrum, Verteilung der 3 Federfolgen.
f) Partie aus dem Scheitelzentrum, 1. Folge mit 2 verschiedenen Sorten von Anlagen, dazwischen 2. Folge.

bei einzelnen dieser Anlagen auf. Nach Steinbacher (1930), der den histologischen Bau dieser Dunen eingehender untersucht hat, bildet sich diese Aufblähung durch ein besonders starkes Wachstum der Intermediär- und Cylinderzellen, wodurch der Innenraum der

Papillen stark verkleinert, die Federscheide aber beträchtlich verdickt wird. Diese ganze Umgestaltung soll durch das Auftreten von Lipochrom bei Reduktion des Melanins in den Dunen zu Stande gebracht werden. Das ist zweifellos z. T. die Ursache dieser Umbildungen, aber doch wohl kaum allein schuld daran. Denn bei genauer Nachprüfung zeigt sich, dass solche Aufblähungen schon anzutreffen sind, wenn in den Dunen noch kein Lipochrom zu finden ist. Vielmehr scheint eine verstärkte Lipochromeinlagerung bloss die extremere Ausbildung dieser Kölbchenanlagen zu verursachen. Die Anlagen der 1. Folge werden aber nur in einem beschränkten Raum des Scheitel- und vorderen Rückenzentrums in dieser Weise modifiziert, während sie in den hinteren Rückenpartien trotz Einlagerung gelben Farbstoffes die normale Dunenform aufweisen, ein Zeichen dafür, dass offenbar nur die cephalen Anlagengebiete zum vornherein zu dieser Umbildung befähigt sind. Wir werden auf den folgenden Stadien weiter auf die Entwicklung dieser speziellen Bildungen zu achten haben.

Die 2. Folge fehlt nur noch in der Schnabelwurzelzone und im Schnabelwinkelgebiet. Die 3. Folge tritt im Seitenabschnitt, im Oberaugenstreif und im Unteraugenstreif zum ersten Mal auf.

8. *Embryonen vom 17.-19. Bruttag:* Die Nickhaut ist durch einen starken Wulst von der eigentlichen Augenfläche abgehoben. Unterschenkel und Lauf vollständig mit Schildern und Körnern besetzt. Starke Verbreiterung der seitlichen Zehenschwimmlappen. Erste Anlage des Eizahns auf dem Unterschnabel.

Auf den oben angegebenen Entwicklungsstadien ist vor allem das starke Wachstum der Einzelanlagen der 1. Folge hervorzuheben, das in den meisten Zentren zu einem dichten Anlagengewirr von langgezogenen Fäden führt. Zahlenmässig sind die Anlagen gleich stark vertreten. Die Differenzierung in zwei verschiedene Sorten ist eigentlich nur im Rückenzentrum (Vorderteil) und in geringerem Masse im Beckenzentrum noch deutlicher zu erkennen. Es finden sich dort einerseits lange Fäden und andererseits frühe Fadenstadien, zwischen denen sich die 2. und 3. Folge nachweisen lassen. Die 2. Folge besetzt das ganze Rückenzentrum in dichter Anordnung. Dagegen fehlt bis zum 19. Bruttag die 3. Folge noch im vorderen Teil des Rückenzentrums.

Im Beckenzentrum bezieht sich der Unterschied in der Anlagengrösse der 1. Folge auf Haupt- und Nebenreihen. Die ersten eilen im Wachstum stark voraus (lange Fäden), während die letzteren in lockerer Verteilung z. T. erst frühe Fadenstadien darstellen. Die 2. Folge erreicht ihre dichteste Verteilung und stärkste Grössenentwicklung zwischen den Hauptreihen (Papillenstadien). Die 3. Folge nimmt bis zum 19. Bruttag das ganze Zentrum ein, wobei ihre Anlagen meist in der Einzahl auf dem dorso-caudalen Follikelrand der Anlagen 1. Folge sitzen.

Im Schwanzzentrum, dessen 1. Folge gleiche Zahlenverhältnisse beibehalten hat, erreichen die Anlagen der 2. Folge frühe Papillenstadien, während sich die 3. Folge auf die Hauptreihen und auf die untern Reihen beschränkt.

Das Schulterzentrum fällt durch die kräftige Entwicklung der Follikelwülste der 1. Folge auf, die dementsprechend auch im ganzen Zentrum besonders ausgiebig mit Anlagen der 3. Folge (3-4 Anlagen pro Follikel) versehen sind. Die 2. Folge hat sich wenig verändert, die Anlagen wachsen kaum oder nur langsam weiter.

Das Brustzentrum ist trotz der sehr engen Anordnung der Anlagen 1. Folge, die nur schwache Follikelwülste ausgebildet hat, ausserordentlich zahlreich und auf seiner ganzen Fläche mit Anlagen der 2. Folge ausgestattet, die die schmalen Zwischenräume maximal auszunützen im Stande sind. Die Besetzung ist im Brustgebiet bedeutend dichter als bei allen bis jetzt behandelten Formen, eine Tatsache, die in hohem Masse durch die Anpassung von *Fulica* an das Wasserleben mitbedingt zu sein scheint. Die 3. Folge ist demgegenüber eher schwach vertreten.

Im Bauchfeld, das immer noch durch die sehr regelmässige Anordnung der 1. Folge auffällt, haben sich zu den bereits vorhandenen Anlagen der 2. Folge noch weitere, allerdings kleinere dazugesellt, sodass auch hier die Verteilung eine sehr dichte geworden und derjenigen des Brustzentrums angenähert ist. Die 3. Folge dagegen zeigt nur schwache Entwicklung. Im Schenkelgebiet ist als neue Tatsache bloss die Ausbreitung der 3. Folge über die ganze Fläche anzugeben.

Der Flügel, dessen Anlagenzahl keine weiteren Änderungen mehr erfahren hat, ist, vor allem im Gebiet seiner zukünftigen Schwungfedern, mit langen Fäden ausgestattet. Die 2. Folge fehlt

bis zum 19. Bruttag nur noch in den beiden obersten Marginalreihen. Die Anlagenentwicklung entspricht spätem Höckerstadium. Das gleiche lässt sich bei der 3. Folge feststellen: sie fehlt im obersten Teil des Unterarms; aber auch auf der Hand liegt sie nur innerhalb der beiden untersten Handreihen und auf dem Oberarm ist sie erst an der hintern Kante nachweisbar. Die einzelnen Anlagen sind nur schwach ausgebildet.

Im Scheitelzentrum hat sich die Differenzierung zu Kölbchenanlagen auch in mehr caudal gelegenen Bezirken durchgesetzt, die Aufblähung der einzelnen Anlagen macht im Schnabelwurzelgebiet immer grössere Fortschritte. Auch die Anlagen der Augenlidränder haben diesen Kölbchencharakter angenommen. Man hat den Eindruck, es breite sich, von der Schnabelwurzelzone ausgehend, ein kölbchenbildender Einfluss caudal bis auf die vordere Rückenfläche aus, um an diesen Stellen die genannte Umbildung vorzunehmen.

Die 2. Folge fehlt nur noch in den distalsten Spitzen der Anlagengebiete: in der Schnabelwurzelzone und im Schnabelwurzelgebiet. Auch die Ausbreitung der 3. Folge ist in diesen Spitzengebieten noch nicht zu Stande gekommen, diese fehlt zudem in der Umgebung des Auges.

Die unter diesem Abschnitt beschriebenen Stadien zeigen nur wenige grundsätzlich wichtige Veränderungen der Pterylose. Die Ausbreitung von 2. und 3. Folge schreitet weiter, während die erste Folge durch starkes Wachstum und im Scheitelgebiet durch Kölbchenbildung gekennzeichnet ist. Auffallend ist weiterhin die starke Verdichtung der Anlagenversorgung (vor allem 2. Folge) auf der Ventralfläche.

9. *Embryo kurz vor Schlüpfen.*

Der Embryo zeigt mit 22 Bruttagen eine intensive Pigmentierung, die sich in der Grundfarbe durch ein tiefdunkles Schwarz auszeichnet, während die Spitzen der Rückendunen goldgelb sind und vor allem die Kölbchendunen von gelb nach dunkelorange bis rot variieren. Die Brustdunen sind an der Basis schwarz, an der Spitze dagegen meist farblos durchsichtig oder höchstens hellgelb. Aber nicht nur die Dunen selbst, sondern auf den anlagenfreien Flächen auch die übrigen Integumentgebilde zeigen starke Pigmenteinlagerung, so z. B. die Schnabelfläche (s. Taf. 2, Fig. 14), die Augenlid-

und Nickhautränder, die Fuss-, Lauf- und Unterschenkelschilder. Die Stirnplatte zeigt noch die gleiche Form, wird aber von beiden Seiten von stark ausgewachsenen Kölbchenfedern überdeckt (s. Taf. 2, Fig. 14). Die Nasenöffnung ist durchgebrochen, die Schnabelränder sind scharfkantig geworden, der obere Eizahn hat sich in auffälliger Weise von der übrigen Schnabelfläche abgehoben, während auf dem Unterschnabel nur ein winziger Eizahn sitzt, der als weisse, verhärtete Stelle in Erscheinung tritt.

Aus der Untersuchung der Pterylose gehen auf den Spätstadien als grundsätzlich wichtige Veränderungen die folgenden hervor:

1. Die Kölbchenstruktur hat sich über weitere Hautbezirke des Kopfes und in geringerem Masse auch der Rückenfläche ausgebreitet.
2. Die 2. Federfolge ist an verschiedenen Körperstellen, die im Folgenden noch hervorzuheben sein werden, nicht mehr oder nur noch in sehr reduziertem Zustand zu finden.
3. Die 3. Folge wächst auch bei *Fulica* in den meisten Zentren kurz vor dem Schlüpfen in die Follikel der 1. Folge ein.

Im Rückenzentrum sind die Zahlenverhältnisse der 1. Folge die gleichen geblieben. Im vorderen Abschnitt ist bis zum Schlüpfmoment auch die Differenzierung in zwei Sorten von 1. Folge erhalten: die weiter fortgeschrittenen Anlagen zeigen lange Fadenstadien, wogegen die nachrückenden erst frühe Fadenstadien und sehr viel geringeren Durchmesser aufweisen. Es hat sich also diese auffällige Differenzierung nur im Cephalgebiet erhalten können; in den anderen Zentren, wo sie auf früheren Stadien ebenfalls zu treffen war, hat ein weitgehender Ausgleich stattgefunden. Die 2. Federfolge, die auf den letzten Stadien noch mit der Bezeichnung von späten Höckern angegeben werden konnte, ist im ganzen Rückenzentrum bis auf wenige Reste verschwunden und zwar ist sie, was aus mikroskopischen Präparaten deutlich hervorgeht, in die Haut zurückgeschlüpft; nur an wenigen Stellen treten noch winzige Spitzchen (die ehemaligen Anlagenspitzen) über die Hautoberfläche hervor. Eine normale Weiterentwicklung haben bloss die Mittelrainanlagen erfahren, die z. T. bis zu frühen Fadenstadien fortgewachsen sind. Durch diesen Einwachsprozess wird auch der frühere Halsseitenrain wieder anlagenleer und stellt nur noch eine nackte Hautfläche dar. Dieser Prozess stellt *Fulica* in scharfen

Gegensatz zu *Vanellus*, bei dem wir ein derartiges Einwachsen der 2. Federfolge nicht fanden. Es scheint dies sogar gleichzeitig mit der ausführlich dargestellten Differenzierung der 1. Folge in einem Zusammenhang zu stehen. Wir finden in dieser Pterylose eine Annäherung, wenn auch nur in geringem Masse, an Verhältnisse, wie sie bei extremen Nesthockertypen obligatorisch sind. Die 3. Folge lässt sich im Rückenzentrum noch häufiger nachweisen, als auf diesen späten Embryonalstadien zu erwarten wäre; sie ist aber nach ihrer ganzen Ausgestaltung im Einwachsen begriffen.

Dem Beckenzentrum, das innerhalb seiner 1. Folge die früheren Zahlenverhältnisse beibehält und gleichzeitig den Unterschied zwischen Hauptreihen und Nebenreihen ziemlich ausgeglichen hat, fehlt die 2. Federfolge ebenfalls vollständig. Die 3. Folge allerdings ist noch in der früheren Ausbildung vorhanden.

Im Schwanzzentrum, dessen 1. Folge noch in gleicher Zahl vertreten ist, fehlt die 2. Folge oberflächlich ganz, die 3. Folge ist noch z. T. erhalten.

Die entsprechenden Tatsachen können für das Schulterzentrum festgestellt werden.

Auf der gesamten Ventralfläche, also sowohl im Brustzentrum als auch im Bauchfeld fehlt die 2. Folge ebenfalls, einzig in der nächsten Umgebung der Mittellinie, die ja keine erste Folge besitzt, sind die Anlagen der 2. Folge weiter vorgewachsen. Die 3. Folge zeigt nur noch wenige nicht eingewachsene Vertreter.

Das Schenkelgebiet hingegen besitzt noch alle drei Federfolgen in vollster Ausbildung. Die 1. Folge ist zu langen Fäden ausgewachsen, die 2. ist nicht oder sicher nur z. T. eingewachsen, sie wird durch sehr dünne Fadenstadien repräsentiert. Die 3. Folge ist noch auf den Follikelwülsten der Anlagen 1. Folge zu treffen, sie ist also noch nicht eingewachsen.

Auf dem Flügel haben sich die Anlagen der 1. Folge, vor allem diejenigen der unteren Reihen, tief in die Haut eingesenkt; die Follikelwülste sind stärker entwickelt als in den anderen Hautzonen. Zahlenmässig ist die Besetzung noch dieselbe. Die 2. Folge ist ähnlich wie auf dem Schenkel noch vorhanden; sie ist allerdings bedeutend schwächer entwickelt als dort und teilweise ebenfalls im Einwachsen begriffen. Auch die 3. Folge ist noch sichtbar auf den Follikelwülsten.

Im Scheitelzentrum sind die Kölbchenanlagen noch grösser und

zahlreicher geworden; sie besetzen den grössten Teil der seitlichen und hintern Kopffläche. Die 2. Federfolge ist auch hier wie in den meisten der übrigen Zentren von der Hautoberfläche verschwunden. Auch die 3. Folge ist eingewachsen; es lässt sich daher äusserlich nicht mehr feststellen, ob die Lücke in ihrer Verteilung, die bis zu den letzten Stadien geblieben war, noch ausgefüllt wurde.

E. Vergleich Fulica-Vanellus-Gallus.

Die ausführliche Darstellung der embryonalen Pterylose von *Fulica* zeigte uns, dass verglichen mit *Vanellus* und *Gallus* eine ganze Reihe von Unterschieden beobachtet werden konnte. Diese sollen im Folgenden nochmals zusammenfassend gedeutet werden. Während wir bei *Vanellus* eine Verkürzung der für den Ablauf der Federbildungs-Vorgänge zur Verfügung stehenden Embryonalzeit feststellen mussten, finden wir bei *Fulica* die ersten Federanlagen schon am Ende des ersten Drittels (7½ Tage) der Brutzeit. Das Blässhuhn schliesst sich also in dieser Beziehung näher an die Galli an. Die Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Zentren ist in groben Zügen dieselbe wie bei *Gallus*. Hingegen ist die Ausgestaltung der Zentren nicht überall mit derjenigen von *Gallus* oder *Vanellus* übereinstimmend. Besonders stark abweichend ist das Verhalten des Rückenzentrums: Wohl ist eine äusserst schwache Anlage eines V.R.Z. anzugeben; es ist aber das Rückenzentrum schon sehr frühzeitig ein einheitlich durchziehendes Anlagengebiet und als solches viel einfacher gestaltet als bei *Vanellus*. Die Ähnlichkeit mit dessen Rückenzentrum ist bloss durch das ebenfalls frühzeitige Auftreten eines „Mittelraines" gegeben. Diese einheitlichere Ausbildung dokumentiert sich auch dadurch, dass der cephale Teil des Rückenzentrums auf die Unterfläche des Halses übertritt und bis an das Ohr ohne Lücke herantritt. Von geringerem Ausmass ist die Abweichung im Verhalten des Beckenzentrums. Dort ist es eine deutliche Differenzierung in Haupt- und Nebenreihen mit verschiedener Ausbildung der Anlagen, die als spezielle Entwicklungsrichtung in Erscheinung tritt. Schwanzzentrum, Schulterzentrum, Flügel (Diastataxie !), Schenkel- und Scheitelzentrum (mit Ausnahme des Auftretens eines getrennten Ohrzentrums, an das sich der Unteraugenstreif anschliesst und des Fehlens von anlagenfreien Flächen in der Ohrumgebung) stimmen

prinzipiell mit den entsprechenden Regionen von *Vanellus* überein. Die Bedeckung der Ventralfläche dagegen ist sowohl für das Brustzentrum als auch für das Bauchfeld als intensivere und dichtere zu bezeichnen, eine Tatsache, die sich nicht nur für die 1. Folge, sondern in ganz besonderem Masse auch für die 2. Folge nachweisen lässt. Diese Erscheinung steht im Zusammenhang mit der sehr weitgehenden Anpassung von *Fulica* an das Wasserleben, die sich auch aus der Pterylose als eine sekundäre erweist, da die Bedeckung der cephalen Unterfläche ganz deutlich Zentrencharakter zeigt und somit an die Verhältnisse von *Gallus* und *Vanellus* erinnert [vergl. dagegen *Podiceps* (A. Portmann und A. Gerber, 1935)].

Die bis jetzt genannten, auf die erste Folge bezüglichen Tatsachen erwiesen sich entweder als ursprünglich oder zum mindesten als stark an *Gallus* oder *Vanellus* erinnernd. Ganz im Gegensatz dazu steht das Verhalten der einzelnen Anlagen innerhalb dieser Zentren auf späteren Stadien, wo sich die 1. Federfolge durch eine Differenzierung in zwei verschiedene Wachstumstypen auszeichnet. Diese auffallende Wachstumssteigerung bei einzelnen Anlagen der 1. Folge, wie sie vor allem im Rückenzentrum, im Beckenzentrum und im Scheitelzentrum auftritt, scheint wohl am ehesten als eine Spezialisierung der Pterylose aufgefasst werden zu können. Auch wenn sich diese Unterschiede auf noch späteren Stadien wieder weitgehend ausgleichen, so sind sie dennoch stark genug, um sich als „Hinweise" auf spezialisiertere Pterylosen von ausgesprochenen Nesthockern deuten zu lassen. Die Umgestaltung der Anlagen 1. Folge zu Kölbchenfedern im Scheitel- und vorderen Rückengebiet ist demgegenüber wohl eher als ganz spezielles Merkmal von *Fulica* allein im Zusammenhang mit der Ausbildung einer ebenso speziellen Kopfzeichnung zu werten.

Die 2. Folge verhält sich in den Grundzügen ähnlich wie die 1.. Sie tritt etwa in der Mitte der Embryonalzeit auf und zeigt einen ähnlichen Verteilungsplan wie bei *Vanellus*, d. h. sie breitet sich über den ganzen Körper aus, wobei als Abweichung vom *Vanellus*-typus bloss die verhältnismässig dichtere Besetzung der Schenkel- und vor allem der Ventralfläche in Betracht fällt. Aber auch bei der 2. Folge tritt wie bei der 1. in den späteren Embryonalstadien verglichen mit *Vanellus* eine Spezialisierung ein durch die Reduktion der einzelnen Anlagen und durch deren Rückzug von der Haut-

oberfläche. Dieses Verhalten ist mit Ausnahme der Schenkel- und Flügelflächen für alle Zentren in mehr oder weniger grossem Ausmass obligatorisch. Man kann also auch aus der Umgestaltung der 2. Folge schliessen, dass *Fulica* in der primären Anlage seiner Pterylose wohl weitgehende Ähnlichkeit mit *Gallus* und *Vanellus* zeigt, in der späteren Umbildung dagegen eine spezielle Entwicklung durchmacht.

Die 3. Federfolge schliesslich zeigt uns keine Besonderheiten, ihre Entwicklung läuft in groben Zügen ähnlich ab wie bei *Vanellus*.

Zusammenfassend lässt sich wohl aus der Pterylose von *Fulica* der Schluss ziehen, dass wir es hier mit einer Gruppe zu tun haben, die sich in mancher Hinsicht mit den Charadriiformes zusammen an die Galli anreihen lässt, sich aber z. T. durch Spezialentwicklungen von den ersteren absondert und eigene Wege der Feder-Entwicklung einschlägt.

F. **Die Embryonalpterylose der Laridae.**

Zum Abschluss des Kapitels über die einzelnen Embryonalpterylosen der Alectoromorphen möchten wir einen Vergleich der Pterylosen von *Larus ridibundus* L. und von *Sterna hirundo* L. verwenden.

Diese beiden Formen gehören zur Untergruppe der Laridae und erweisen sich nach Gadow „als nahe Verwandte der Charadriidae oder vorsichtiger ausgedrückt der Limicolae. Die Laridae sind dem Wasserleben angepasste Strandvögel“, die sich von den Limicolae als fischende Schwimmer (nach Gadow) entwickelt haben. Als solche „haben sie aber mit den oft als „Natatores“ zusammengefassten Wasservögeln keine näheren Beziehungen“ (Gadow: „Wenn aber eins feststeht, so ist es die Erkenntnis, dass die Möven mit keiner der übrigen Gruppen der „Natatores“ irgendwelche nähere Verwandtschaft besitzen“). Die Laridae stellen eine abgeschlossene Gruppe dar, die sich zwanglos in die beiden Untergruppen der Larinae (Möven s. str.) und der Sterninae (Seeschwalben) einteilen lässt. Diese beiden Gruppen unterscheiden sich durch zahlreiche Merkmale sowohl morphologischer als auch biologischer Art. Es wird die Aufgabe unseres Vergleiches sein, diese Unterscheidungsmerkmale durch andere aus der Entwicklung der Pterylose zu ergänzen. Wenn auch die Lachmöve von zahlreichen Autoren (s. Heinroth) in ihrer Stellung von den übrigen

Möven abgesondert wird, sodass „sie und ihre nächsten Verwandten eine Gruppe für sich darstellen“ (Hartert), so kann sie, was die Pterylose anbetrifft, doch als Vertreter der Larinae verwendet und der Flusseeschwalbe aus der Gruppe der Sterninae gegenübergestellt werden.

Beide Formen sind in die 3. Stufe der früher schon erwähnten Ontogenesenübersicht nach Portmann einzureihen. „Das Dunenkleid ist im allgemeinen wie auf der 2. Stufe entwickelt; ebenso ist die Entstehung des Fluggefieders verzögert“ (p. 77). Diese Gleichartigkeit bezieht sich vorwiegend auf die Dunenverhältnisse der 1. Federfolge, soweit sie beim geschlüpften Jungvogel festgestellt werden, deren Entwicklung ähnlich abläuft wie bei der 2. Ontogenesenstufe. Innerhalb der 2. Federfolge dagegen lassen sich beträchtliche Unterschiede nachweisen zwischen *Vanellus* als Vertreter der 2. Stufe und den Lari als solche der 3., wobei innerhalb der Untergruppen bei den Larinae und Sterninae vor allem im Hinblick auf die Reduktion der 2. Federfolge zwei verschiedene Entwicklungsstufen vorliegen. Die Frühentwicklung der 2. Folge läuft aber bei den gewählten Vertretern fast parallel, sodass die Angaben für beide Formen gemeinsam zusammengestellt werden sollen. Gleichzeitig soll an den Beispielen von *Larus* und *Sterna* versucht werden, einen Einblick in die Wachstums- und Einlagerungsgesetze der 2. Folge innerhalb der Praepennae zu erhalten. Diesem Zwecke dienen die beigegebenen Zahlentabellen (s. Tabellen), die die Zentrenlängen und Anlagenzahlen der 1. Folge während der Embryonalzeit angeben, und aus denen beim Vergleich mit den Daten des ersten Auftretens der 2. Folge gewisse Gesetzmässigkeiten hervorgehen, die später noch zusammenfassend dargestellt werden sollen. Im übrigen sind in der folgenden vergleichenden Darstellung die gleichen Gesichtspunkte berücksichtigt worden wie bei den früheren Embryonalpterylosen, sodass wir uns auf die letzteren vielfach beziehen und die ganze Darstellung gekürzt vorbringen können.

1. *Die embryonalen Frühstadien der Pterylose (8.-9. Bruttag):*
Länge der Embryonen: 15-20 mm.

Die äussere Körperform der Embryonen ist am 8.-9. Bruttag bei *Larus* und *Sterna* derart ähnlich, dass die beiden Formen auf dieser frühen Entwicklungsstufe gestaltlich nur schwer zu unterscheiden sind.

In diese Embryonalzeit fällt hauptsächlich die Gliederung der Extremitäten, das Auftreten der Lid- und Nickhautanlagen im vorderen Augenwinkel und deren Ausbreitung bis zum hintern Augenrand. Auf der Augenfläche selbst bilden sich die Skleralpapillen aus bis zu einer Maximalzahl von 15 *(Larus* und *Sterna)* pro Auge, die sich zu einem geschlossenen Skleralring zusammenschliessen. Zur gleichen Zeit tritt bei den beiden Vertretern ein deutlicher Scheitelfleck (s. Klinkowström, 1892) auf, der vorerst Streifenform (Längsrichtung) und vom 9. Tag an breite Fleckenform annimmt. Bei einzelnen Embryonen lässt sich sogar ein doppelter Scheitelfleck feststellen; der eine Teil liegt im Gebiet der Rautengrube, der andere, grössere in der Mittelhirnzone.

Die ersten individualisierten Federanlagen treten am 8½. Bruttag auf und zwar bei beiden Formen auf genau denselben Hautflächen und in der gleichen Reihenfolge: Zuerst in der Schwanzregion (eine Hauptreihe zu 6 Anlagen mit einer Länge von 2 mm) und bald darauf folgend in der Beckenregion (eine Reihe von 6-7 Anlagen mit einer Länge von 2 mm).

Am 9. Bruttag hat sich das Beckenzentrum auf 4 Längsreihen zu 9 Anlagen (Gesamtlänge 4 mm) ausgedehnt, und das Schwanzzentrum ist mit einer 2. Reihe von 6 Anlagen ausgestattet. Gleichzeitig haben die am 8. Bruttag erst mit Anlagenleisten besetzten Hautbezirke des H.R.Z. und V.R.Z. mehrere Reihen (3-4) individualisierter Federanlagen aufzuweisen. Die Anlage des H.R.Z. ist wie bei *Vanellus* von Anfang an im cephalen Teil gespalten, sodass ein „Mittelrain" von der ersten Anlage weg besteht. Der caudale Teil des H.R.Z. dagegen ist unpaarig. Der „Mittelrain" ist durchgehend bis ins V.R.Z. (Mitte Oberhals), das seine vordere Grenze am caudalen Rand des Scheitelflecks erreicht.

Im Scheitelgebiet sind 2 Seitenabschnitte mit deutlichen Anlagen ausgestattet, während der Unteraugenstreif daran anschliessend erst eine Anlagenleiste ohne gesonderte Federanlagen darstellt. Auch die übrigen Hautbezirke des Körpers weisen noch keine gesonderten Anlagen, sondern höchstens Anlagenleisten auf.

Die Verhältnisse, die wir hier geschildert haben, gelten sowohl für *Larus*, als auch für *Sterna*. Unterschiede in der Verteilung der Anlagen konnten auf diesen Frühstadien keine gefunden werden. Selbst in den Anlagenzahlen herrscht bei Stadien vom gleichen Alter eine auffallende Übereinstimmung.

Die Verteilung der Anlagen erinnert in den Hauptzügen an die Frühpterylose von *Vanellus.*

2. *Embryonen vom 10. Bruttag:* Länge = 20-25 mm.

Nach der Körperform gleichen sich die Embryonen von *Larus* und *Sterna* immer noch sehr weitgehend, mit dem kleinen Unterschied, dass die *Sterna*-Embryonen durchschnittlich um 2-3 mm kürzer sind. Die Zehen zeigen die erste Ausbildung von Schwimmhäuten. Die Nickhaut des Auges überdeckt im Maximum einen Viertel der Augenoberfläche. Der geschlossene Skleralring von 15 Papillen wird an einzelnen Stellen vom Augenlid und von der Nickhaut überwachsen. Der breite Scheitelfleck zeigt eine dichte Häufung des Pigmentes in einzelnen Teilflecken, zwischen denen bloss diffuses Pigment eingelagert ist. Für das ganze Scheitelfleckgebiet ist innerhalb der Federanlagenverteilung eine Lücke ausgespart. Im allgemeinen ist der Scheitelfleck bei *Sterna* eher schwächer ausgebildet als bei *Larus.*

Am 10. Bruttag sind alle Zentren und auch ein Anlagenfeld (Bauchfeld) der späteren Federverteilung vertreten, wenn auch z. T. erst mit sehr wenigen Federanlagen. Diese Angabe gilt für *Larus* und *Sterna.* Die Ausbreitung und Form der meisten Zentren schliesst sich nahe an diejenige der Zentren von *Vanellus* an:

Das Beckenzentrum besitzt 11 Längsreihen, unter denen sich 4 als stärker wachsende und dichter mit Anlagen besetzte Hauptreihen erweisen; es steht mit dem H.R.Z., dem Schwanzzentrum und dem neu auftretenden 1. Schenkelzentrum in Verbindung, während es vom Bauchseitenfeld noch getrennt ist.

Im Schwanzzentrum hat sich an die obere Hauptreihe von 6 Anlagen eine Reihe von 4 schwachen Anlagen cephalwärts angeschlossen; die untere Hauptreihe ist gleich geblieben, und auf der Unterseite des Schwanzes finden sich 4-5 untere Reihen. Im Schwanzzentrum zeigt sich also bei *Sterna* und *Larus* dieselbe Anordnung wie bei *Vanellus.*

Das H.R.Z. zeigt in seinem paarigen Teil pro Hälfte 6-7 Längsreihen, der unpaare Teil erstreckt sich bis zu den Bürzelöffnungen. Im „Mittelrain", der im paarigen cephalen Teil liegt, treten wie bei *Vanellus* 2-3 neue Längsreihen auf, die sich an die zuerst vorhandenen Längsreihen angliedern (s. unter 2. Folge).

Dieser „Mittelrain" zieht sich auch ins V.R.Z. hinein, das vom

H.R.Z. nur durch eine ganz geringfügige, kleine Lücke getrennt ist. Auch in diesem Teil des „Raines" treten neue Anlagen hervor, die sich neben und zwischen die bestehenden Reihen setzen. Das Zentrum erreicht seine cephale Grenze etwas oberhalb der Ohröffnungen; seitlich ist die Verbindung mit dem Scheitelzentrum vorhanden. Alle Angaben gelten für *Sterna* und *Larus* gemeinsam, sie stimmen mit denjenigen für *Vanellus* weitgehend überein.

Anders liegen die Verhältnisse beim Scheitelzentrum, die wieder für *Sterna* und *Larus* gemeinsam erläutert werden, aber von der Anlagenverteilung von *Vanellus* abweichen im Sinne einer weiteren

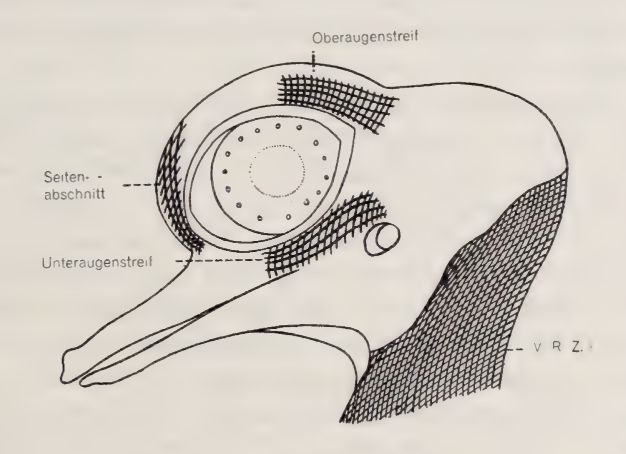


FIG. 23. — *Larus ridibundus* L.
10. Bruttag; Scheitelzentrum, getrennte Anlage der 3 Teilzentren.

Aufspaltung in Teilzentren. Neben den schon beschriebenen Seitenabschnitten des letzten Stadiums, die sich beträchtlich verbreitert (6-8 Reihen) und auf der Sagittallinie zusammengeschlossen haben, hat sich ein Oberaugenstreif getrennt und ein Unteraugenstreif nur durch eine Hautleiste mit dem Seitenabschnitt verbunden angelegt (s. Fig. 23). Erst mit 10½ Tagen treten alle diese Anlagenpartien untereinander und mit dem V.R.Z. in Verbindung und breiten sich auch über die noch nicht besetzten Gebiete des Kopfes aus (Ohrumgebung, Schnabelwinkel, untere Schnabelfläche und Augenlid).

Auf der Ventralfläche finden sich bei *Larus* und *Sterna* zwei scharf abgegrenzte Brustzentren, die durch einen Ventralmittelrain von-

einander getrennt sind und ihre cephale Grenze auf diesem Stadium noch an der Ansatzstelle des Kopfes erreichen. Die Ausbreitung ist vor allem auch gegen die Achselhöhle gerichtet. Die Verbindung mit dem entsprechenden Bauchseitenfeld ist auf jeder Körperhälfte schon vorhanden.

Die Bauchfläche ist mit zwei zur Mittellinie symmetrischen Bauchseiten f e l d e r n bedeckt, die in ihrer Anlagenverteilung denjenigen von *Vanellus* genau entsprechen (Breite zu beiden Seiten des Nabels: 9 Anlagen). Die beiden Felder werden durch den Ventralmittelrain voneinander getrennt.

Im Schenkelgebiet treffen wir wie bei *Vanellus* zwei Teilzentren, die bald nach ihrem getrennten Erscheinen auch schon miteinander verschmelzen.

Das Schulterzentrum verhält sich sowohl bei *Sterna* als auch bei *Larus* gleich und entspricht genau demjenigen von *Vanellus.*

Auf dem Flügel ist der Oberarm mit 2 Reihen schwacher Anlagen besetzt; der Unterarm zeigt am 10. Bruttag 4 deutliche Reihen, in deren Verlauf die diastataxische Verschiebung von Anfang erkennbar ist; die Handfläche wird vom Unterarmgebiet aus mit Anlagen versorgt (2 Reihen an der Unterkante). Die bisher gemachten Angaben beziehen sich ausschliesslich auf die erste Federfolge, deren Ausbildung für *Sterna* und *Larus* im Grossen und Ganzen als gleich bezeichnet werden kann. Daneben tritt aber bei den beiden Lariden am 10½. Bruttag auch bereits die 2. Federfolge auf. Zuerst lässt sich diese im B.Z. feststellen und zwar vor allem innerhalb der dorsalwärts gerichteten, lockeren Reihen, während sie in den Hauptreihen noch fehlt. Fast gleichzeitig finden wir sie auch in den mittleren Regionen des H.R.Z., wo sie sich auf die ganze Breite des Zentrums verteilt, ganz cephal und ganz caudal dagegen noch fehlt.

Im V.R.Z. findet sie sich bloss in der nächsten Umgebung des „Mittelrains".

Aber auch die schwachen Anlagenreihen innerhalb des dorsalen „Mittelrains" sind zur 2. Folge zu rechnen.

Im Schwanzzentrum sind erst wenige, äusserst schwache Anlagen zwischen den Hauptreihen als solche der 2. Folge zu erkennen.

Die sehr regelmässige Anordnung der Einzelanlagen der 2. Folge st meist dadurch gekennzeichnet, dass die Lücken zwischen den Reihen der 1. Folge ausgefüllt werden (vergl. *Vanellus*). Es drängt

sich dabei die Frage auf, nach welchen Gesetzmässigkeiten sich die Verteilung dieser 2. Folge richtet. Schon bei oberflächlicher Untersuchung fällt auf, dass die Anlagen der 2. Folge nur dort auftreten, wo die Anlagen der 1. Folge durch Flächenwachstum der Haut auseinandergewichen sind und eine Lücke zwischen sich auftreten liessen. Um den Nachweis für diesen Zusammenhang zwischen verstärktem Flächenwachstum und Auftreten der 2. Folge in den einzelnen Zentren erbringen zu können, stellen wir auf den beigefügten Zahlentabellen für *Larus* und *Sterna* einige Zahlenwerte zusammen, die für die Darstellung der Zentrenvergrösserung verwendet werden können. Da die Bestimmung des Flächeninhaltes der Zentren auf den einzelnen Stadien praktisch schwer durchzuführen ist, beschränken wir uns auf die Bestimmung der Zentrenlängen; zudem fügen wir die Anlagenzahlen zum Vergleich bei. Stellt man diese Werte in geeigneten Kurven zusammen (s. Wachstumskurven), so ergibt sich der Zusammenhang mit Leichtigkeit. Es soll dies in den folgenden Kapiteln für die wichtigsten Zentren des Körpers durchgeführt werden. Ist dieses Flächenwachstum der Haut zwar eine erste Bedingung für das Auftreten der 2. Folge, so genügt ihre Erfüllung allein doch noch nicht für deren tatsächliches Erscheinen. Man trifft oft Hautstellen, bei denen die Auflockerung der Anlagen 1. Folge bei weitem genügen würde, um einer 2. Folge Platz geben zu können, und doch ist noch keine 2. Folge vorhanden. Immer aber macht man bei dieser Gelegenheit die Feststellung, dass es sich um Hautpartien handelt, die von den mit 2. Folge besetzten Stellen weit abliegen. Mit andern Worten: Die Ausbreitung der 2. Folge geht ebenfalls, wenn auch in rascherer Weise, zentrenmässig vor sich, und in den genannten Fällen hat sich das entsprechende Zentrum der 2. Folge noch nicht bis zur entsprechenden Hautstelle ausgedehnt. Als 3. eigentlich selbstverständliche Bedingung muss schliesslich ein genügend fortgeschrittener Entwicklungszustand der Anlagen 1. Folge erreicht sein, damit 2. Folge überhaupt auftreten kann. Bevor die 1. Folge nicht mindestens spätes Höckerstadium erreicht hat, tritt keine 2. Folge auf.

3. *Embryonen vom 11. und 12. Bruttag:* Länge = 25-29 mm.

Die äussere Körperform der Embryonen ist bei *Sterna* und *Larus* immer noch sehr ähnlich, doch lässt sich langsam ein zwar

noch geringfügiger Unterschied in den Ausmassen feststellen. Die *Sterna*-Embryonen sind schmäler und feingliedriger als diejenigen von *Larus*. Bei beiden haben sich die Schwimmhäute stark vergrössert und füllen die Zehenzwischenräume ganz aus. Auf dem Auge überdeckt die Nickhaut mindestens einen Drittel der Augenfläche, die Skleralpapillen sind überwachsen worden, am 11. Bruttag sind daher nur noch maximal 2-5 sichtbar und am 12. Bruttag sind sie ganz verschwunden. Der Oberschnabel zeigt einen deutlichen Eizahn. Der Scheitelfleck besteht am 11. Tag noch aus zwei Teilen, von denen bis zum 12. Tag der hintere zurückgebildet wird (s. Taf. 2, Fig. 15). Bis zu diesem Zeitpunkt hat auch die Besetzung der früheren Scheitelflecklücke mit Federanlagen Fortschritte gemacht.

Das B.Z. hat sich bis zum 12. Bruttag nach allen Richtungen ausgedehnt und mit den Nachbarzentren verbunden. Die 3-4 Hauptreihen weichen stark auseinander, wodurch der nötige Raum für die Einschiebung der 2. Folge frei wird. Die Anordnung ihrer Einzelanlagen entspricht derjenigen von *Vanellus*. Am 12. Bruttag ist mit Ausnahme der cephalen Zone überall 2. Folge vorhanden.

Im Schwanzzentrum ist eine starke Vermehrung der Anlagen in dorsaler Richtung aufgetreten: 1-2 obere Reihen zu 6-7 Anlagen begleiten die obere Hauptreihe, deren cephaler Ausläufer ausserdem dorsal und ventral von zahlreichen kleinen Anlagen besetzt ist. Die 2. Folge liegt vor allem zwischen den beiden Hauptreihen (Abstände der Anlagen = 1-2 Federanlagen Breite). Sie ist aber entsprechend dem geringen Wachstum des Zentrums (s. Tabelle) erst spärlich vertreten.

Das H.R.Z. hat sich nur wenig vergrössert, hingegen sind die einzelnen Anlagen stark gewachsen (frühe Fadenstadien). Die 2. Folge, die auf den letzten Stadien schon den grösseren Teil des Zentrums besetzt hat, finden wir am 12. Bruttag im ganzen Zentrum vertreten. Ihre Anlagen fügen sich ausnahmslos zwischen die Schrägreihen der 1. Folge ein, wobei ihre Anlagenzahl durchwegs grösser ist als diejenige der 1. Folge. Auch der „Mittelrain" ist vollständig mit 2. Folge erfüllt, in deren Anordnung sich das gleiche Prinzip wiederholt, das wir beim ersten Auftreten der 1. Folge getroffen haben (vergl. *Vanellus*). Dies gilt für die beiden Lariden.

Im V.R.Z. erfolgt die hauptsächlichste Ausbreitung der Anlagen im Gebiet des Scheitelflecks, der mehr und mehr mit Anlagen

besetzt wird, und in lateraler Richtung auf die cephale Oberhalsfläche, sodass dort bis zu 20 Reihen pro Körperhälfte nebeneinander liegen. Die 2. Folge hat sich nur im „Mittelrain" zahlenmässig verstärkt, während sie im Zentrum selbst auf die unmittelbare Umgebung des „Mittelrains" beschränkt bleibt. Das hängt offensichtlich zusammen mit dem schwachen Flächenwachstum der Haut in der Oberhalsregion; die Abstände der Anlagen der 1. Folge sind noch zu gering entwickelt.

Im Scheitelzentrum sind alle Teilzentren untereinander in Verbindung getreten, die beiden Seitenabschnitte, deren Längsreihen einen sehr regelmässigen Verlauf zeigen (s. Taf. 2, Fig. 16) sind auf der Sagittallinie vollkommen miteinander verschmolzen; eine kleine dreieckförmige Lücke bleibt einzig zwischen Seitenabschnitt und Oberaugenstreif bestehen. Diese Lücke hat bei *Larus* und *Sterna* genau die gleiche Ausbildung. Im übrigen überdeckt der Oberaugenstreif die ganze Augenbulbusfläche (im Gegensatz zu *Vanellus*). Die 2. Folge fehlt noch im ganzen Zentrum, obwohl an zahlreichen Stellen der Raum zur Verfügung stände. Die Anlagen der 1. Folge zeigen aber erst frühes Höckerstadium; ihre Entwicklung ist zu wenig weit fortgeschritten und ausserdem hat sich die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her noch nicht bis zum Scheitelzentrum vorgeschoben.

Die beiden voneinander getrennten Brustzentren haben sich bis auf die Schnabelunterseite ausgedehnt. Die Gesamtbreite beträgt 13-14 Längsreihen, die Anordnung der Anlagen ist eine sehr regelmässige. Genau wie bei *Vanellus* findet sich auch bei *Larus* und *Sterna* am Rande jedes Brustzentrums beim Übergang zum Halsseitenrain eine quadratische anlagenfreie Fläche (Taf. 2, Fig. 16); es ist dies eine sehr auffällige Übereinstimmung. 2. Folge finden wir noch keine.

Die Bauchseitenfelder haben sich bis auf 12-13 Reihen (zu beiden Seiten des Nabels) verbreitert und vor dem Kloakenhügel auf der Mittellinie zusammengeschlossen. Gleichzeitig verbinden sie sich mit allen benachbarten Zentren. Die Anlagen erreichen alle spätes Höckerstadium. Eine erste schwache Andeutung von 2. Folge findet sich am 12. Bruttag nur bei den *Sterna*-Embryonen.

Auf der Schenkelfläche finden wir Anlagen auf spätem Höckerstadium, zwischen denen sich sehr schwache Höcker der 2. Folge fast im ganzen Schenkelzentrum (distal noch fehlend) feststellen lassen.

Das Schulterzentrum zeigt die gleichen Veränderungen wie bei *Vanellus*.

Auf dem diastataxischen Flügel hat bis zum 12. Bruttag eine starke Vermehrung der Anlagen stattgefunden (Oberarm: 6 Reihen, Unterarm: 6-7 Reihen, Hand: 2-3 Reihen, Daumen: 2 Reihen). Bei *Larus* finden wir noch keine 2. Folge, bei *Sterna* degegen erscheint sie am 12. Bruttag im proximalen Unterarmabschnitt innerhalb der 3 untersten Reihen der 1. Folge.

Die Verteilung der Anlagen hat nach unseren Angaben also auch am 11. und 12. Bruttag für *Larus* und *Sterna* einen gleichen Verlauf genommen. Einzig das erste Auftreten der 2. Folge musste an zwei Stellen für *Sterna* etwas früher angesetzt werden als für *Larus* (Flügel und Bauchfeld).

4. *Embryonen vom 13. und 14. Bruttag:* Länge = 29-32 mm.

Die Skleralpapillen der Augenfläche sind bei allen untersuchten Embryonen vollkommen überwachsen von der Nickhaut und von den Augenlidern. Die Scheitelflecklücke ist mit Federanlagen ausgestattet, der Scheitelfleck selbst bei allen Embryonen sehr stark ausgebildet. Auf dem Oberschnabel finden wir eine gut entwickelte Eizahnanlage. Die Augenlider sind am 14. Bruttag mit 2-3 schwachen Anlagenreihen besetzt.

Bei der Betrachtung der Federanlagenverteilung beschränken wir uns im folgenden auf die Darstellung der 2. und 3. Federfolge und geben die Veränderungen der 1. Folge nur soweit an, als sie von den Bildungen bei *Vanellus* abweichen. Wir können dies umso eher tun, als wir schon aus den bisherigen Stadien ersehen konnten, dass die Verhältnisse von *Sterna* und *Larus* in Bezug auf die 1. Folge stark mit denjenigen von *Vanellus* übereinstimmen.

Im B.Z. finden wir 2. Folge mit mittleren Höckerstadien, die bei maximaler Besetzung (s. Fig. 24, a) im ganzen Zentrum alle Zwischenräume der 1. Folge erfüllt. Bei *Sterna* tritt daneben schon am 13. Bruttag auch die 3. Folge bei einzelnen Anlagen der 1. Folge auf; dies gilt vor allem für die inneren Zonen des Beckenzentrums. Bei *Larus* dagegen fehlt die 3. Folge auch am 14. Bruttag noch immer.

Die Schwanzfläche ist bis auf eine kleine ringförmige Lücke um die Bürzelöffnungen mit Anlagen der 1. Folge bedeckt. Die 2. Folge zeigt sich zwischen den beiden Hauptreihen, auch dorsal und

ventral davon mit zahlreichen Anlagen auf mittlerem Höckerstadium. Bei gleichem Alter sind die *Sterna*-Embryonen in Bezug auf die 2. Folge eher weiter fortgeschritten. Das gleiche zeigt sich bei der 3. Folge, die im Schwanzzentrum der *Larus*-Embryonen noch vollkommen fehlt, während wir sie bei *Sterna* schon am 13. Bruttag auf den Follikelwülsten der 1. Folge innerhalb der unteren Reihen vorfinden.

Im H.R.Z. nimmt die Zahl der Anlagen 1. Folge nicht mehr weiter zu (s. Tabelle). Die 2. Folge zeigt späte Höcker, die Anord-

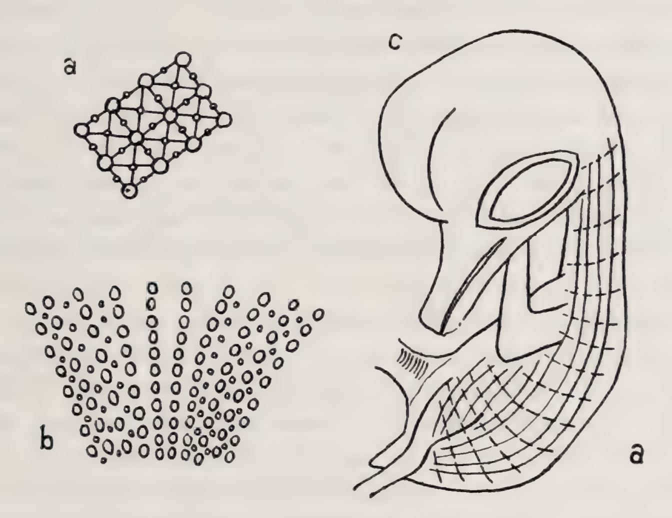


Fig. 24. — *Larus ridibundus* L.
Embryo vom 13. Bruttag.

a) Beckenzentrum, Schema der maximalen Besetzung mit Anlagen der 2. Folge.
b) Scheitelzentrum, die zusammengewachsenen Seitenabschnitte; erstes Auftreten der 2. Folge in den lateralen Partien.
c) Schema des allgemeinen Kurvenverlaufs der Ausbreitungslinien der 1. u. 2. Folge.
——— 1. Folge.
– – – – 2. »

nung ist die gleiche geblieben (zwischen den Schrägreihen der 1. Folge). Die 3. Folge fehlt bei *Larus* noch; bei *Sterna* trifft man sie mit wenigen Anlagen auf den Follikelwülsten des caudalen Teils.

Das V.R.Z. hat die Scheitelflecklücke vollständig mit sehr flachen Federanlagen besetzt, trotzdem bleibt der Scheitelfleck bestehen. Die 2. Folge ist im Dorsal-„Mittelrain" durch 9 Längs-

reihen vertreten (Höckerstadium). Im Zentrum selbst hat sie sich am 14. Bruttag bis an die Scheitelflecklücke heran ausgebreitet und ist im Hauptteil des Zentrums zahlenmässig sehr stark ausgeprägt (5-6 Anlagen pro 1 Anlage der 1. Folge). Auch der ganze Halsseitenrain und die früher anlagenlose Quadratfläche sind damit ausgestattet. Die 3. Folge ist bei den *Sterna*-Embryonen des 14. Tages im cephalen V.R.Z. durch wenige schwache Anlagen vertreten.

Das auffallendste Merkmal in der Anlagenverteilung des Scheitelzentrums vom 13. und 14. Bruttag ist das starke Auseinanderweichen der Anlagenreihen der 1. Folge, das soweit geht, dass die alten Anlagenlücken (z. B. Dreieckslücke) sich beträchtlich vergrössern und neue Lücken sich öffnen (z. B. Verbindung Halsseitenrain-Ohrumgebung-Augenringlücke), die vorher nicht vorhanden waren. Das Zentrum hat sich auch stark ausgedehnt bis auf die Mitte des Oberschnabels. Die Abstände der Einzelanlagen erreichen dadurch bis zu 4 Anlagen Breite, sodass die Einlagerung von 2. Folge ohne weiteres möglich ist. Das drückt sich auch in der Längenwachstumskurve des Scheitelzentrums sehr deutlich aus. Zugleich ist die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her bis zum Scheitelzentrum vorgedrungen und besetzt die meisten Zonen des letzteren: Seitenabschnitte (mit Ausnahme der medianen Region, s. Fig. 24, b), Ober- und Unteraugenstreif, Schnabelwinkel. In der Schnabelwurzelzone und auf der Unterfläche des Schnabels fehlt sie noch. Die 3. Folge lässt sich bei den *Sterna*-Embryonen am 14. Bruttag in den medianen Gebieten der Seitenabschnitte und im Oberaugenstreif nachweisen.

Das Brustzentrum zeigt bei *Larus* noch keine deutlich erkennbare 2. Folge; nur einige schwache Vorwölbungen am lateralen Rand des Zentrums lassen eine solche vermuten. Bei den *Sterna*-Embryonen dagegen finden wir deren Anlagen im ganzen Brustzentrum; auch der cephale Teil des Ventralmittelrains ist damit ausgestattet. Dazu kommen bei *Sterna* schon vom 14. Tag weg an einigen wenigen Stellen des Unterhalses schwach entwickelte Anlagen der 3. Folge.

Im Bauchfeld finden wir die 2. Folge bei *Larus* nur im caudalen Teil, wo die Anlagen der 1. Folge maximal auseinandergewichen sind. *Sterna* zeigt 2. Folge im ganzen Feld. 3. Folge fehlt noch bei beiden.

Im Schulterzentrum zeigen die *Larus*-Embryonen nur im caudalen Teil einige wenige, schwache Anlagen der 2. Folge. Bei

Sterna hingegen ist das ganze Zentrum mit 2. Folge und die caudale Hälfte sogar schon mit 3. Folge ausgestattet.

Bei beiden Lariden ist die ganze Schenkelfläche mit 2. Folge besetzt. Bei *Sterna* finden wir am 14. Bruttag auch 3. Folge. Auf dem diastataxischen Flügel bleiben nur noch geringe Lücken anlagenfrei. Die Anlagenverteilung der 1. Folge entspricht derjenigen von *Vanellus*. Die 2. Folge tritt nun auch bei *Larus* auf und zwar auf der Unterarmfläche innerhalb der drei basalen Unterarmreihen auf eine Strecke von 6 Anlagen Länge. Bei *Sterna* liegt sie ausserdem auch zwischen den beiden basalen Handreihen. 3. Folge findet sich nur an wenigen Stellen des Unterarmes vor.

Fassen wir die wichtigsten Tatsachen der Anlagenverteilung auf den Stadien von 13 und 14 Bruttagen zusammen, so können wir zum ersten Mal eine stärkere Verschiedenheit zwischen *Larus* und *Sterna* feststellen, insofern als die Embryonen von *Sterna* in der Entwicklung der 2. und 3. Folge vorauseilen, wobei der zeitliche Unterschied des Auftretens dieser Folgen bis zu 2 Tagen ausmachen kann.

In der Ausbreitung der 2. Folge finden wir die dorsoventrale Richtung der Ausbreitungskurven (s. Fig. 24, c) vorherrschend gegenüber einer cephalo-caudalen Richtung der entsprechenden Kurven der 1. Folge, sodass sich die beiden Kurvenrichtungen rechtwinklig schneiden (s. Fig. 24, c).

Wenn wir die wichtigsten Erfordernisse für das Auftreten der 2. Folge, wie sie sich aus den bisher gemachten Angaben ergeben, zusammenstellen, so lassen sich vier Bedingungen aufstellen:

1. Entwicklungsstadien der 1. Folge mindestens = spätes Hökkerstadium;
2. Abstände der Anlagen 1. Folge mindestens einer ganzen Anlagenbreite entsprechend;
3. Lage innerhalb eines Zentrums für die Ausbreitung der 2. Folge;
4. Lage innerhalb einer Wachstumszone der Haut (s. Kurven des Zentrenwachstums).

5. *Embryonen vom 15.-17. Bruttag:* Länge = 32-43 mm.

Obwohl die äussere Körperform von *Larus* und *Sterna* noch grosse Ähnlichkeit zeigt, ist es nun doch möglich, sie nach einigen

Merkmalen zu unterscheiden. Der ganze Körper ist bei *Sterna* bedeutend schmäler gebaut, der Schnabel schlanker und spitzer, die Beine dünner; es zeigen sich auch Unterschiede in der Pigmentierung (*Sterna:* schwarzer Unterhalskragen). Der Scheitelfleck ist am 15. Tag noch gut ausgebildet, sein Pigment schwindet aber später mehr und mehr, und bis zum 17. Bruttag ist er bei beiden Lariden kaum mehr festzustellen. Die Scheitelflecklücke wird bis zu diesem Zeitpunkt vollständig mit Anlagen der 1. und 2. Folge besetzt. Ein weiterer Unterschied zwischen *Sterna* und *Larus* lässt sich in den Eizahnbildungen nachweisen. *Larus* besitzt nur auf dem Oberschnabel einen stark entwickelten Eizahn, während auf dem Unterschnabel, wenigstens bei äusserer Betrachtung, keine Erhebung zu beobachten ist. Bei *Sterna* dagegen lässt sich vom 16. Bruttag weg auch auf dem Unterschnabel ein deutlich sich abhebender Eizahn unterscheiden. Diese Beobachtung lässt sich nach REZOVSCA (1934) auch bei anderen Vögeln machen.

Auch bei den Prozessen der Anlagenverteilung häufen sich die Unterschiede zwischen *Larus* und *Sterna.* Sie beziehen sich allerdings weniger auf die erste Folge, als vielmehr auf die 2. und 3., sodass wir im folgenden oft gezwungen sein werden, die beiden Lariden getrennt zu erwähnen.

In der Entwicklung der 2. Folge des Beckenzentrums verhält sich z. B. *Larus* auffällig anders als *Sterna.* Am 16. Bruttag erreichen die ersten Anlagen der 2. Folge im ganzen Zentrum bei *Larus* spätes Papillenstadium bis frühes Fadenstadium (2. Folge *a*). Dazwischen haben sich bereits Anlagen auf frühem Höckerstadium eingeschoben (2. Folge *b*) (s. Fig. 25 *a*). Wie bei *Vanellus* finden wir also auch bei *Larus* eine Differenzierung in 2 Wachstumstypen innerhalb der 2. Folge. Die beiden Anlagentypen wachsen bis zum 17. Bruttag stark heran; die 2. Folge *a* zeigt lange, dünne Fäden, 2. Folge *b* mittlere Papillenstadien (s. Fig. 25 *b*). Bei *Sterna* dagegen finden wir noch am 15. Bruttag die 2. Folge auf frühem Papillenstadium und zwar einheitlich für das ganze Zentrum (s. Fig. 25 *d*). Bis zum 17. Tag wachsen aber die Anlagen nur ganz minimal; sie erreichen nur spätes Papillenstadium und bleiben ausserordentlich schmal (s. Fig. 25 *e*), sodass man von einer eigentlichen Wachstumshemmung sprechen könnte, während bei *Larus* für das B.Z. eine volle Entwicklung der 2. Folge wie bei *Vanellus* festzustellen ist. Die Entwicklung der 3. Folge ist für die beiden

Lariden ungefähr gleich. Wohl tritt diese Folge bei *Larus* etwas später auf; sie zeigt aber bis zum 17. Bruttag auch dort eine intensive Ausbreitung über das ganze Zentrum und ist zahlenmässig stark vertreten. Ihre Anlagen sitzen frei auf dem Follikelrand.

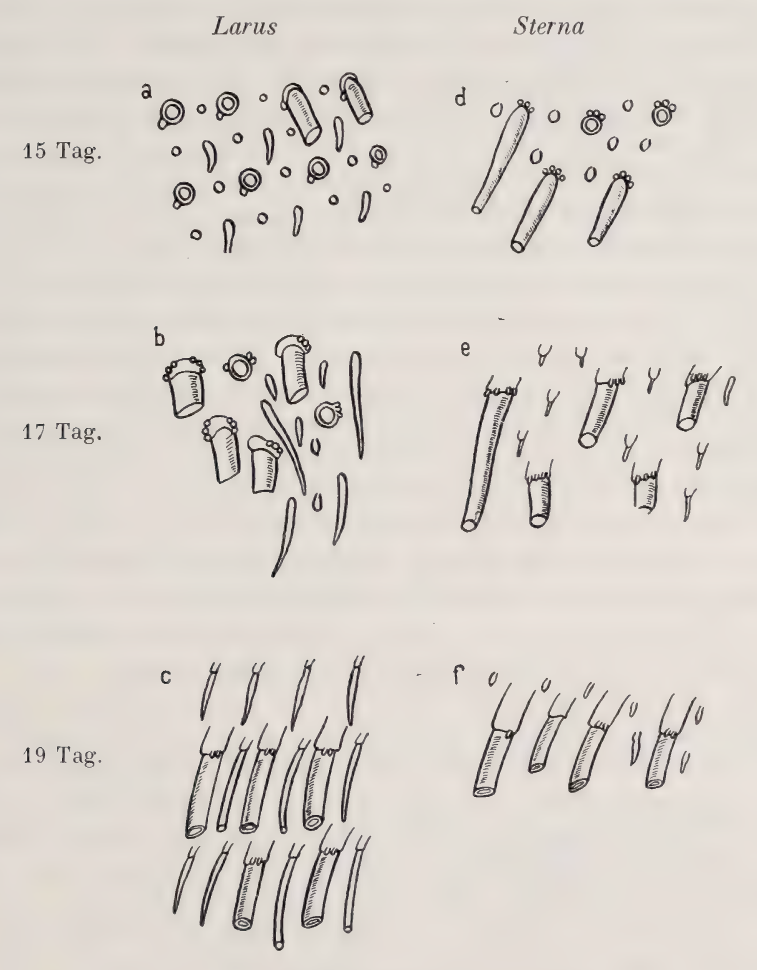


Fig. 25. — *Embryonalpterylose der Lariden.*
Entwicklung der 2. Federfolge: Beckenzentrum.

Im Schwanzzentrum ist die Besetzung mit 2. Folge für *Larus* und *Sterna* noch in gleicher Weise über das ganze Zentrum hinweg ausgebildet; wir finden überall späte Höckerstadien. Die 3. Folge ist auf allen Follikelrändern der Anlagen 1. Folge vorhanden, oft

bis zu 8 Anlagen in einem dichten Kranz um die Anlagen der 1. Folge herumstehend.

Im H.R.Z. und im Dorsal„mittelrain" tritt bei *Larus* schon am 15. Bruttag eine Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* auf, die sich bis zum 17. Tag bis zu einem Unterschied zwischen frühen Fadenstadien (*a*) und späten Höckerstadien (*b*) auswirkt. Bei *Sterna* dagegen ist die 2. Folge am 17. Tag nur bis zu späten Höckerstadien gelangt und zeigt stark im Wachstum gehemmte, schmale Anlagen im ganzen Zentrum; es fehlt also eine Differenzierung in zwei Wachstumstypen. Die 3. Folge zeigt bei *Larus* und *Sterna* ungefähr die gleiche Entwicklung; sie findet sich im ganzen H.R.Z., bei allen medianen Anlagen auf beiden Follikelseiten der Anlagen 1. Folge, bei den lateralen Anlagen ausnahmslos dorsal gerichtet.

Im V.R.Z. ist der entsprechende Unterschied zwischen *Larus* und *Sterna*, wenn auch in schwächerem Ausmasse, innerhalb der Entwicklung der 2. Folge festzustellen. An Hand von mikroskopischen Präparaten kann man deutlich beobachten, dass bei *Sterna* die Anlagen der 2. Folge, wenn sie auf Papillenstadium angelangt sind, wieder in die Haut zurückschlüpfen, während sie bei *Larus* im Wachstum weiter fortschreiten. Die 3. Folge fehlt bei *Larus* am 17. Tag noch im caudalen Teil und in der Scheitelfleckzone; bei *Sterna* ist sie auch in diesen Hautbezirken vorhanden. Die Anlagen besetzen fast ausschliesslich die dorsalen Ränder des Follikels in einer Anzahl, die bis auf 5 ansteigen kann.

Im Scheitelzentrum haben sich die neu entstandenen Lücken innerhalb der 1. Folge (s. letzte Stadien) z. T. wieder ausgeglichen, z. T. sind sie nun mit 2. Folge ausgefüllt. Die Ausbreitung dieser 2. Folge ist bis zum 17. Bruttag bei *Sterna* über das ganze Kopfgebiet vorgedrungen, z. T. sind die Anlagen auch bereits wieder in Reduktion begriffen. Bei *Larus* dagegen sind noch nicht alle Hautzonen des Kopfes mit 2. Folge besetzt, sie fehlt noch immer im Schnabelwurzelgebiet, im vordersten Winkel der Ventralfläche des Schnabels und zwischen den Lidfederanlagen. Die 3. Folge ist bei *Larus* und *Sterna* nur spärlich vertreten. Die 2. Folge des Brustzentrums tritt innerhalb des Ventralmittelrains auf, gleichzeitig hat sie bei beiden Lariden das ganze Zentrengebiet in dichter Anordnung mit Höckern oder mittleren Papillen besetzt. Trotz der starken Entwicklung der Follikelwülste ist die 3. Folge — sie ist im ganzen Zentrum zu treffen — nur schwach ausgebildet.

Die Bauchseitenfelder sind ganz mit 2. Folge besetzt (späte Höcker), meist liegen 3-5 Anlagen in einer Lücke der 1. Folge. 3. Folge findet sich bei *Larus* erst in der caudalen Hälfte des Feldes (zu beiden Seiten des Follikels); bei *Sterna* ist das ganze Feld mit 3. Folge versehen (meist laterale Lage auf dem Follikelwulst).

Das ganze Schulterzentrum zeigt bei beiden Formen eine intensive Besetzung mit 2. und 3. Folge auf mittlerem Höckerstadium.

Die Schenkelfläche stellt den einzigen Hautbezirk dar, in welchem sowohl bei *Larus* als auch bei *Sterna* die 2. Folge sich in *a* und *b* Wachstumstypen differenziert (*a:* frühe Fadenstadien, *b:* späte Höcker), ohne dass vorläufig irgendwelche Reduktionserscheinungen aufgetreten wären. 3. Folge ist am 17. Bruttag bei allen Anlagen der 1. Folge des Schenkelzentrums in nur schwacher Ausbildung zu treffen.

Auf der Flügelfläche sind bei *Larus* nur die cephalen Kanten des Ober- und Unterarmes und der Hand noch nicht mit 2. Folge besetzt. Bei *Sterna* ist die gesamte Flügelfläche damit ausgestattet. Die meisten Anlagen, die in dichter Anordnung vorliegen, zeigen spätes Höckerstadium, eine Reduktion ist noch nicht festzustellen. Die 3. Folge ist bei *Sterna* bei allen Anlagen der 1. Folge vorhanden; bei *Larus* dagegen fehlt sie auf der Handfläche noch; auf der Unterarmfläche sind nur die 3 basalen Unterarmreihen damit besetzt, und auf dem Oberarm zeigt sie sich innerhalb der Anlagenreihen der Hinterkante.

Fassen wir die wichtigsten Veränderungen der Pterylose vom 15.-17. Bruttag zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Verhältnisse der 1. Federfolge sind für *Larus* und *Sterna* dieselben.
2. Die 2. Folge verteilt sich bei *Sterna* früher und schneller über die einzelnen Hautbezirke; sie bleibt aber mit Ausnahme der Entwicklung im Schenkelzentrum einheitlich, während sie sich bei *Larus* meist in 2. Folge *a* und *b* gliedert.
3. In einzelnen Zentren (B.Z., H.R.Z., V.R.Z.) wird bei *Sterna* das Wachstum der 2. Folge gehemmt, und die einzelnen Anlagen wachsen in die Haut ein. Bei *Larus* dagegen geht das Wachstum der 2. Folge weiter, ähnlich wie bei *Vanellus.*
4. Die 3. Folge entwickelt sich bei *Sterna* und *Larus* gleich; sie tritt höchstens bei *Sterna* in einzelnen Zentren etwas früher auf.

6. *Embryonen vom 18. Bruttag bis zum Schlüpfen:*

Auf den späteren Embryonalstadien lassen sich die *Sterna*- und *Larus*-Embryonen mit Leichtigkeit unterscheiden durch ihre Körpergrösse und durch die Pigmentierung der Federanlagen. Die Eizahnbildungen zeigen noch die gleichen Unterschiede (*Larus:* nur Oberschnabel, *Sterna:* Ober- und Unterschnabel). Die Nasenöffnung, die am 19. Bruttag noch von einem dünnen Häutchen überdeckt sind, öffnen sich erst kurz vor dem Schlüpfen.

Die Federanlagen der 1. Folge streifen z. T. schon vor dem Schlüpfen die Federscheiden ab oder lassen sich zum mindesten durch die geringste Berührung ausfasern.

Im Beckenzentrum von *Larus* haben die Anlagen der 2. Folge *a* bis zum Schlüpfen die gleiche Länge erreicht wie die Anlagen der 1. Folge; der Durchmesser ihrer Einzelanlagen ist dagegen nur etwa halb so gross (Fig. 25 *c*). Die 2. Folge *b* zeigt frühe Fadenstadien. Bei *Sterna* finden wir demgegenüber am 19. Bruttag noch schmale späte Papillenstadien (s. Fig. 25 *c*), die sich bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens schliesslich vollständig in die Haut zurückziehen, sodass keine Spur mehr davon zu erkennen ist. Die 3. Folge ist bei *Larus* im Moment des Schlüpfens auch oberflächlich noch sehr deutlich zu erkennen, also noch nicht eingewachsen (vergl. *Vanellus*). Bei *Sterna* dagegen sind nur noch sehr wenige Anlagen äusserlich sichtbar.

Während die 2. Folge im Schwanzzentrum bis zum 17. Tag für beide Lariden gleichartig bis zu späten Höckern entwickelt war, zeigt sich nun kurz vor dem Schlüpfen, dass nicht nur für *Sterna*, sondern auch für *Larus* eine Wachstumshemmung feststellbar ist: Bei den *Sterna*-Embryonen sind die Anlagen der 2. Folge vollkommen in die Haut eingewachsen; bei *Larus* ist die Reduktion nicht ganz soweit gediehen; die Hauptzahl der Anlagen der 2. Folge ist wohl noch vorhanden, ist aber in ihrer Entwicklung nicht über frühes Papillenstadium hinaus gediehen. Die 3. Folge ist zur Schlüpfzeit bei *Larus* noch auf dem Follikelwulst äusserlich anzutreffen, bei *Sterna* dagegen ausnahmslos eingewachsen.

Im H.R.Z. ist für *Larus* keinerlei Einwachsen der 2. Folge in die Haut festzustellen; die beiden Anlagentypen *a* und *b* lassen sich weiterhin bis zum Schlüpfen unterscheiden, wenn auch die Differenz in der Anlagenlänge etwas geringer geworden ist. Das ganze Zentrum incl. Dorsal„mittelrain" ist nach wie vor mit 2. Folge

besetzt. Anders bei *Sterna*. Dort ist einzig im Dorsal„mittelrain“ von einer normal entwickelten 2. Folge zu sprechen. Im Zentrum selbst ist am Ende der Embryonalzeit die 2. Folge verschwunden. Die 3. Folge ist bei *Larus* zum gleichen Zeitpunkt noch voll entwickelt und äusserlich sichtbar, bei *Sterna* aber im Einwachsen begriffen.

Trotzdem im V.R.Z. bis zum 17. Bruttag bei *Larus* bereits eine schwache Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* festzustellen war, werden diese Anlagen ähnlich wie bei *Sterna* reduziert in ihrer Ausbildung. Die vorher mit frühen Papillenstadien bezeichneten Anlagen sind nur noch als kleine helle Punkte in der früheren Anordnung zu erkennen; sie sind in die Haut eingewachsen. Einzig die Anlagen des Dorsal „mittelrains“ machen eine Ausnahme; diese haben sich zu langen Fäden, ähnlich denen des B.Z. und H.R.Z. entwickelt. Bei *Sterna* finden wir in den Rainpartien ähnliche Anlagen, während im Zentrum selbst die sämtlichen Anlagen der 2. Folge bis zum Schlüpfzeitpunkt vollständig eingewachsen sind. Die 3. Folge lässt sich bei *Larus* im ganzen V.R.Z. noch sehr wohl erkennen, wogegen sie bei *Sterna* bis zum Schlüpfen vollständig eingewachsen ist.

Im Scheitelzentrum zeigt die 2. Folge bei *Larus* keinerlei Einwachsen in die Haut; die Anlagen sind zwar erst als späte Papillenstadien entwickelt; dies hängt aber mit dem späten Auftreten der 2. Folge im Scheitelzentrum überhaupt zusammen, ist doch bis zum Schlüpfen noch nicht einmal die Gesamtheit der Kopfhautpartien damit ausgestattet (z. B. Schnabelwurzelzone, Schnabelwinkel). Bei *Sterna* sind auch die Scheitelanlagen der 2. Folge in die Haut eingewachsen und im Moment des Schlüpfens nicht mehr auf der Hautoberfläche zu sehen. Die 3. Folge fehlt sowohl bei *Larus* als bei *Sterna* vor dem Schlüpfen noch in den Aussenpartien des Scheitelzentrums (Schnabelwurzel und Unterschnabelzone), im Zentrum selbst ist sie dagegen stark entwickelt.

In den Brustzentren findet bei beiden Lariden ein Einwachsen der 2. Folge in die Haut statt, nur im Ventralmittelrain liegen bei beiden normal entwickelte Anlagen (lange Fäden). Die 3. Folge hat sich über das ganze Zentrum ausgebreitet und ist bei *Sterna* schon grösstenteils eingewachsen.

Auch in den Bauchfeldern ist für beide Lariden ein Einwachsen der 2. Folge anzugeben. 3. Folge ist im ganzen Zentrum vertreten,

aber bis zum Schlüpfen noch nicht eingewachsen. Für das Schulterzentrum gelten für *Larus* und *Sterna* ähnliche Verhältnisse; die Ausbildung der 2. Folge kommt nicht über späte Höckerstadien hinaus; bis zum Schlüpfen senkt sie sich in die Haut ein. Die 3. Folge bleibt noch oberflächlich sichtbar.

Auf der Schenkelfläche ist, wie wir schon auf dem Stadium von 17 Tagen feststellen konnten, bei *Larus* eine vollständig normale Entwicklung der 2. Folge zu beobachten. Die beiden Typen 2. Folge *a* und *b* sind zu langen Fäden ausgewachsen, die sich im ganzen Zentrum gleichmässig verteilen. Aber auch bei *Sterna* ist die 2. Folge im Schenkelzentrum nicht eingewachsen; es sind wohl einige reduzierte Anlagen aufzufinden, die Grosszahl ist aber zu langen dünnen Fäden ausgewachsen. Dies stellt für Sterna das einzige Gebiet dar, in welchem das Einwachsen der 2. Folge nicht eintritt, während bei *Larus* die normale Entwicklung dieser Folge auch noch für das B.Z., das H.R.Z., das Scheitelzentrum und den Flügel typisch ist. Die 3. Folge ist bei *Larus* am Ende der Embryonalzeit noch sichtbar, bei *Sterna* dagegen eingewachsen.

Auf dem Flügel wachsen die Anlagen der 2. Folge vom erreichten Papillenstadium an nicht mehr weiter aus; sie werden aber auch in ihrer Grösse nicht reduziert und wachsen, wenigstens während der Embryonalzeit, noch nicht ein. Bei *Sterna* sind deren Anlagen nur auf der Handfläche als helle Punkte noch zu erkennen, auf den übrigen Flügelpartien sind sie eingewachsen. Hier scheint also auch für *Sterna* das Einwachsen erst ganz kurz vor dem Schlüpfen einzutreten. Die 3. Folge ist sowohl bei *Larus* als bei *Sterna* über alle Flügelteile ausgebreitet.

Zusammenfassend gelten in den späten Embryonalstadien für die 2. Federfolge die folgenden Unterschiede zwischen *Larus* und *Sterna*.

Bei *Larus* entwickeln die grossen Hauptzentren (B.Z., H.R.Z., Schenkelz., Scheitelz., Flügel) ihre 2. Folge vollkommen normal (wie bei *Vanellus*); es kommt zu einer Differenzierung von 2. Folge *a* und *b*, die sich bis zum Schlüpfen verfolgen lässt. Die 2. Folge *a* erreicht bis zu diesem Zeitpunkt die gleiche Länge wie die Anlagen der 1. Folge. Die übrigen Zentren lassen wie bei *Sterna* ihre Anlagen 2. Folge entweder auf gleicher Entwicklungsstufe stehen oder einwachsen. Bei *Sterna* andererseits wird die Ausgestaltung der 2. Folge (*a* und *b*) nur im Schenkelzentrum

normal durchgeführt, während die Anlagen dieser Folge in allen anderen Zentren einwachsen und zwar meist derart vollständig, dass im Moment des Schlüpfens oberflächlich keine Spur mehr zu treffen ist.

Die 3. Folge verhält sich bei beiden ungefähr ähnlich. Bei *Larus* ist sie im Zeitpunkt des Schlüpfens meist noch oberflächlich sichtbar, bei *Sterna* dagegen grösstenteils eingewachsen.

G. **Zusammenfassung: Laridae.**

Wenn wir nach der ausführlichen Darstellung der Embryonalpterylose der Laridae einen Vergleich mit den früher beschriebenen Pterylosen durchführen wollen, so kann es sich vorerst am ehesten um einen solchen mit den Angaben über *Vanellus* handeln.

Die Ähnlichkeit in der Entwicklung der 1. Folge ist eine weitgehende; die meisten Zentren zeigen eine fast genaue Übereinstimmung in ihrer Ausbildung. Eine Ausnahme macht eigentlich nur das Scheitelzentrum, das sich in seiner ersten Anlage als 3-fach erweist, also eine Spezialisierung zeigt, die durchaus in der früher schon angegebenen Linie liegt.

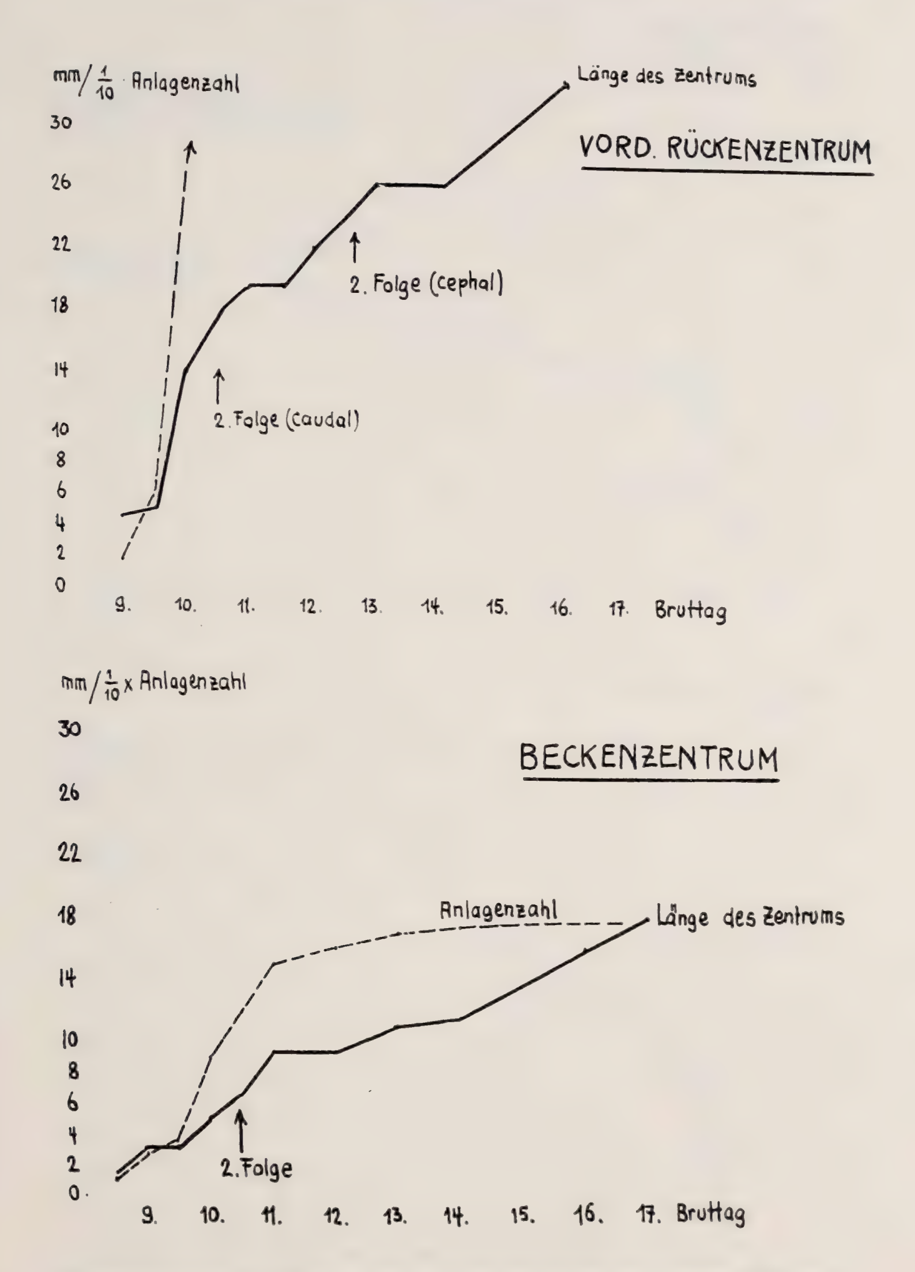
Anders liegen die Verhältnisse bei der 2. Federfolge. Bei *Vanellus* ist in allen Zentren eine maximale Ausstattung mit Praeplumae, fast überall in 2. Schüben (2. Folge *a* und *b*) zu beobachten, die während der ganzen Embryonalzeit weiter besteht. Bei den Lariden hingegen wird die 2. Folge wohl gleichfalls über den ganzen Körper ausgebreitet, bei *Larus* sind sogar eine Reihe von Zentren anzugeben (B.Z., H.R.Z., Schenkel, Flügel, Scheitelzentrum), in denen die gleiche Differenzierung in 2. Folge *a* und *b* eintritt; aber doch treten hier ganz auffällige Reduktionserscheinungen innerhalb der 2. Folge auf, die in den übrigen Zentren zu einer Wachstumshemmung und zum Einwachsen der 2. Federfolge führen. Diese Erscheinung geht bei *Sterna* so weit, dass die 2. Folge einzig noch im Schenkelgebiet normal zur Entwicklung kommt (mit 2. Folge *a* und *b*), während sie in allen übrigen Hautbezirken bis zum Schlüpfen einwächst. *Larus* nimmt also offensichtlich eine Zwischenstufe zwischen *Vanellus* und *Sterna* ein, wogegen *Sterna* selbst einen extremen Fall von Reduktion der 2. Folge darstellt.

Vergleichen wir schliesslich noch diese Reduktionserscheinungen der 2. Folge mit deren Ausbildung bei den Galli, so lässt sich folgende, vorläufig rein deskriptive Reihe für die Ausbildung der 2. Folge aufstellen:

	Galli	*Vanellus*	*Larus*	*Sterna*
Ausbreitung	erst auf { Flügel, Schwanz, Halsseite, Brustmitte }	über alle Zentren	über alle Zentren	über alle Zentren aber
Ausbildung	normal, alle gleich	normal, d. h. in 2. Folge *a* u. *b* differenziert	normal, d. h. in 2. Folge *a* u. *b* differenziert nur im: B.Z., H.R.Z., Scheitelz., Schenkelz.	normal nur im Schenkelzentrum
Reduktion	keine	keine	in den übrigen Zentren	in fast allen Zentren

Während wir also bei der 1. Federfolge trotz mehrfacher Unterschiede bei den einzelnen Vertretern viel ausgeglichenere und einheitlichere Verhältnisse vorfinden, zeigt die 2. Folge ein unausgeglichenes, noch nicht festgelegtes Verhalten. Von einem ersten Anfang ihrer Ausbreitung bei den Galli geht sie über zu einer Bedeckung der sämtlichen Zentren *(Vanellus)*, die dann bei den Lariden durch teilweise *(Larus)* oder schliesslich fast vollständige *(Sterna)* Reduktion beeinträchtigt wird. Die 3. Folge ist in ihrer embryonalen Ausbildung bei den beschriebenen Formen sehr ähnlich, bei den Lariden ist einzig der Vorgang des Einwachsens verzögert. Bei *Sterna* zeigt sie im allgemeinen ein früheres embryonales Auftreten und auch ein vorzeitigeres Einwachsen als bei *Larus*.

Schliesslich sei nochmals zusammenfassend auf die Gesetze der Einlagerung der 2. Folge hingewiesen. Sie weisen auch für diese Folge zentrenmässige Ausbreitung nach. Sie zeigen aber auch, dass nur in bestimmten Hautwachstumsbezirken und bei bestimmter, fortgeschrittener Entwicklungsstufe der 1. Folge die 2. Federfolge überhaupt auftreten kann.



Larus ridibundus L.: Längenwachstumskurven der wichtigsten Zentren und Auftreten der 2. Folge im Laufe der Embryonalzeit.

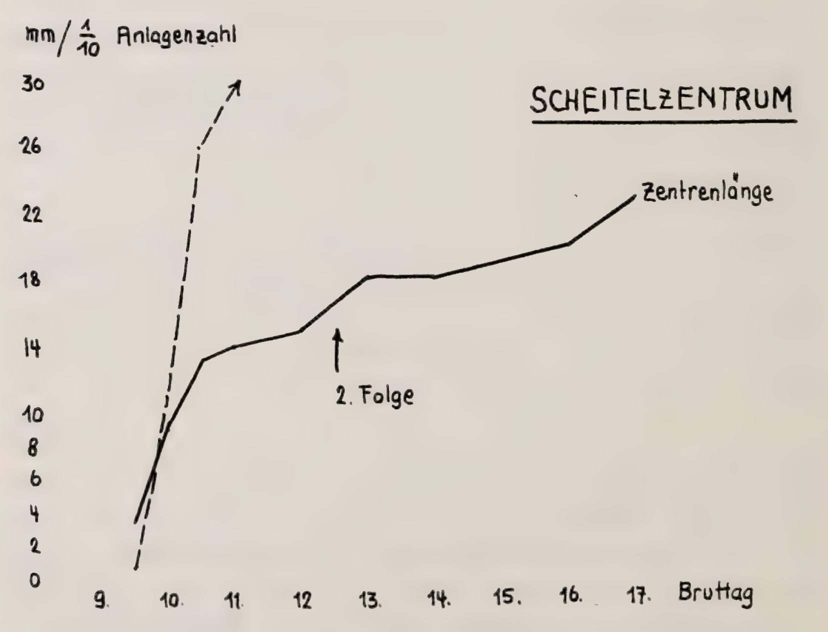
mm/ 1/10 · Anlagenzahl

HINT. RÜCKENZENTRUM

30
26
22
18
14
10
8
6
4
2
0

Anlagenzahl
Länge des Zentrums
2. Folge

9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16 17. Bruttag



Larus ridibundus L.: Längenwachstumskurven der wichtigsten Zentren und Auftreten der 2. Folge im Laufe der Embryonalzeit.

Larus ridibundus L.

Tabelle der Anlagenzahlen (A) und der Längen der Einzelzentren (L, in mm gemessen) im Verlauf der Embryonalzeit.

Bruttag	B.Z.		Schw.Z.		H.R.Z.		V.R.Z.		Sch.Z.		Bauchf.		Brustz.		Sche.Z.		Schu.Z.		Flügel	
	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L
8½	7	1,5		2																
9	24	3,1	12	2	16	7	19	4,5												
9½	33	3,1	12	2	50	9	50	5	8	3,5	10	4								
10	90	5,1	16	4	180	12	400	14	110	9	150	8	240	11	30	4	47	3	15	2
10½	120	6,5	38	4,2	180	12	700	17,5	260	13	200	9,5	350	12	45	4	67	4	70	7
11	150	9,5	70	4,5	200	12,5	800	19,5	350	14	260	11	440	16	90	5	110	5,7	100	11
12	160	9,5	80	4,5	200	13,5	1000	22		15	320	13	550	17	90	6	125	6	135	13
13	170	11	90	5	200	14		26	400	18	340	14	550	18	90	6,5	130	6	200	14
14	170	11,5	100	5	200	14		26		18	420	14	550	18	90	6,5	130	7	200	14
16		16		7		18		33		20		17,5		22		8		9,5		20
17		18		7		19		35		23		19		25		9		11		21
19		28		10		25		43		26		27		38				12		24
Schl.		30		10		40		56		30		35		45				15		29

—— stärkster relativer Zuwachs.

Sterna hirundo L.

Tabelle der Anlagenzahlen (A) und der Längen der Einzelzentren (L, in mm gemessen) im Verlauf der Embryonalzeit.

Brut-tag	B.Z.		Schw.Z.		H.R.Z.		V.R.Z.		Sch.Z.		Bauchf.		Brustz.		Schu.Z.		Flügel	
	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L	A	L
8½	7	2	6	1,5														
9	38	4	12	2	100	9	160	9,5	140	6								
9½	72	4	12	2	110	9	330	11			50	3,5	120	7	45	2,5	25	3,5
10	78	4,5	25	3	145	9	400	14	280	9,5	120	6	145	7	50	3	45	4,5
11	145	8	58	3,5	166	11	?	20	?	11	166	8,5	220	11	70	4,5	76	6,5
12	160	13	100	4,5	172	15	900	30	380	16	320	15	300	17	105	6	120	8 (H)
13	170	14	115	5	175	15	?	30	?	18					105	6	190	8 (H)
14		14		5		15		32		18						6,5		
15		15		5		17		34		18								
17		18		5		18												

—— stärkster relativer Zuwachs.

Zweiter Hauptteil.

DIE POSTEMBRYONALPTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.

A. **Die Postembryonalpterylose von Gallus domesticus.**

Bei der Darstellung der Postembryonalpterylose von *Gallus* kann es sich nicht darum handeln, eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Altersstadien zu geben und die Entwicklung der einzelnen Federtypen in ihrem weiteren Wachstum zu verfolgen. Das erübrigt sich auch ohne weiteres durch die zahlreichen Arbeiten, die sich mit dieser Frage bereits beschäftigt haben. Es sollen vielmehr im folgenden einige besondere Fragestellungen in den Vordergrund gerückt werden, die in einem engeren Zusammenhang mit den bereits erörterten Problemen der Embryonalpterylose stehen. In diesem Sinne scheinen mir die folgenden Fragen von einem gewissen Interesse, besonders auch aus dem Grunde, weil sie bis jetzt noch kaum ausführlich in Angriff genommen worden sind:

1. Stimmen die Zahlenverhältnisse innerhalb der 1. Federfolge der Embryonalzeit mit denjenigen der Postembryonalzeit und der adulten Pterylose überein?

   Im Verhältnis von Praepennae und Pennae ist diese Frage ohne weiteres zu bejahen, wie es sich durch Nachzählen der einzelnen Federreihen der zahlreichen Zentren mit Leichtigkeit beweisen liess.

   Die gleichen Federzahlen, die wir auf dem Embryonalstadium des 13. Bruttages fanden, sind auf den Postembryonalstadien noch vorhanden. Daraus ergibt sich ohne Schwierigkeit als weitere Konsequenz die Tatsache, dass Praepennae und nachfolgende Pennae an der gleichen Hautstelle hervortreten.

2. Als zweites Problem soll das Verhältnis von Praeplumae (2. Folge) und der Entwicklung ihrer Nachfolgefedern aufgeworfen werden. Dabei können wir uns, was schon aus

der Betrachtung der Embryonalstadien zu vermuten ist, vorwiegend auf Flügel- und Schwanzregion beschränken, denn nur dort ist die 2. Federfolge eigentlich stark entwickelt. Auch bei dieser Folge lässt sich die Gleichheit der Anlagenzahlen auf embryonalen und postembryonalen Stadien nachweisen.

3. Die 3. Folge, die sich embryonal in die Haut versenkt hat, soll in ihrer weiteren Entwicklung verfolgt werden und es soll durch genauen Vergleich der einzelnen Stadien versucht werden, eine Vorstellung von deren Funktion zu gewinnen. Gleichzeitig soll auch für die 3. Folge der Nachweis gleicher Zahlenverhältnisse der Fadenfedern auf embryonalen und postembryonalen Stadien erbracht werden.

Diese drei hauptsächlichen Fragen sollen an Hand der genauen Darstellung der folgenden Postembryonalstadien gelöst werden:

2. Postembryonaltag.

Die Zahlenverhältnisse der 1. Federfolge sind die gleichen wie im Embryonalzustand. In mehreren Körperbezirken werden die Praepennae bereits von den darunter vorstossenden Pennae, die z. T. noch geschlossen sind, über die Haut emporgehoben. Für die Darstellung der 2. Federfolge beziehen wir uns am besten auf die Fig. 26, die die Verhältnisse in der Flügelregion wenigstens für ein kleines Hautstück veranschaulicht. Danach ist die 2. Folge immer noch auf dieselben Zonen beschränkt; es sind weiterhin 2 Reihen von geschlossenen, aber langgezogenen Praeplumae auf dem Flügel auzutreffen, die deutlich von den übrigen Federn zu unterscheiden sind. Im Schwanzgebiet ist die Entwicklung etwas schwächer, aber ebenfalls auf die ursprünglichen Zonen beschränkt. Dazu kommen bloss wenige Anlagen der 2. Folge in der Halsseiten- und Brustmittelregion.

Die 3. Federfolge ist auf der Hautoberfläche noch nirgends nachzuweisen.

8. Postembryonaltag.

Die Pennae sind in den meisten Hautbezirken kräftig in die Länge gewachsen; die Federscheiden haben sich meist geöffnet und lassen die Federfahnen hervortreten. Trotzdem sitzen die Prae-

pennae noch auf den Federspitzen auf. Dies gilt in erster Linie für die distalen Flügel- und Schwanzreihen, während in der proximalen Region des Flügels die reinen Pennae ohne Überlagerung durch Praepennae vorhanden sind (vergl. auch HEINROTH, 1898).

Die 2. Folge zeigt nur schwaches Längenwachstum und gleiche Zahlenverhältnisse wie früher; sie hat sich nur in geringfügigem Masse verändert.

Die 3. Federfolge fehlt in sämtlichen Körperbezirken immer noch.

12. Postembryonaltag.

Die Fahnen der Pennae des Flügels sind nun grösstenteils eröffnet und die Neoptile sind abgefallen. Dasselbe gilt für die Steuerfedern. Dagegen sind die Marginalreihen des Flügels und die Deckfederreihen des Schwanzes noch durchwegs mit Neoptilen besetzt; die obersten zeigen überhaupt erst sehr schwache definitive Federkeime.

Die Federn der 2. Folge sind immer noch rein dunig; sie haben sich in den ihnen zufallenden Hautgebieten überall von den Federscheiden entblösst und entfaltet; es fehlen aber immer noch jegliche Nachfolger der 2. Folge. Als einzige auffällige Veränderung kommt nur eine beträchtliche Verstärkung der Follikelwülste der einzelnen Dunen in Betracht. Wichtig ist dagegen auf diesem Postembryonalstadium das erneute erste Hervorbrechen der 3. Federfolge bei einzelnen Federn des Unterarm- und Handgebietes. Diese früher eingewachsenen Anlagen erscheinen in Form von kleinen, schwachen, aufgefaserten Pinselchen auf der Oberseite der Follikel der 1. Folge,

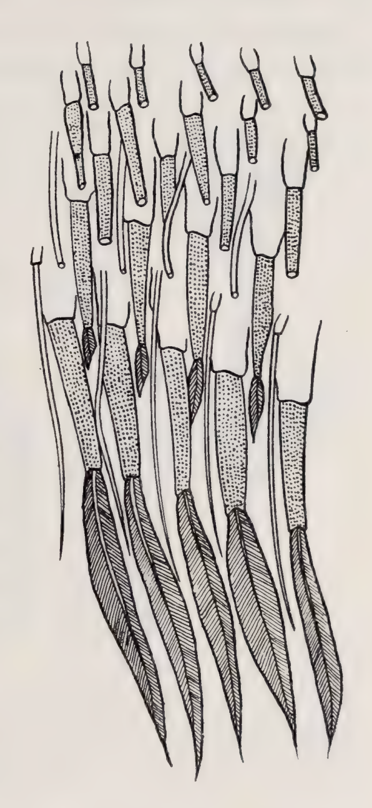


FIG. 26. — *Gallus domesticus* (Barnevelderrasse).
Ausbildungsgrad und Anordnung der 2 Federfolgen auf dem Flügel am 8. Tag nach Schlüpfen. Linker Flügel, Praepennae abgefallen, Pennae eröffnet, Federn der 2. Folge geschlossen gezeichnet.

vorläufig in der Einzahl. In den übrigen Hautzonen ist 3. Folge noch nicht feststellbar.

18. Postembryonaltag.

Auf der Flügelfläche hat die stärkste Handschwinge 8 cm Länge erreicht, während die Deckfedern der ersten Reihe 3½ cm lang sind und die obersten Marginalreihen noch immer bloss Neoptile aufweisen. Die Steuerfedern erreichen maximal 4 cm Länge, die Deckfedern des Schwanzes sind noch mit Neoptilen ausgestattet.



Fig. 27. — *Gallus domesticus.* Einzelfeder der 2. Folge (Praepluma) mit ihrer Nachfolgefeder (Pluma) aus der Flügelregion vom 18. Postembryonaltag.

Die 2. Folge zeigt erst wenige Nachfolgefedern (s. Fig. 27) und hat sich auch sonst kaum geändert.

Die 3. Folge tritt nun ausser in den Unterarm- (dort fehlen sie nur noch bei den Armschwingen) und Handgebieten (ausser bei den Handschwingen selbst) auch im Beckenzentrum in Form von kleinen Aufwölbungen auf den stärksten Konturfederfollikelwülsten wieder auf.

35. Postembryonaltag.

Die stärkste Handschwinge weist 11 cm Länge auf, die Deckfedern 4-5 cm; die obersten Marginalreihen sind ebenfalls mit schwachen Konturfederkeimen ausgestattet, die z.T. ihre Neoptile bereits verloren haben. Die längste Steuerfeder misst 6 cm. In den übrigen Hautbezirken finden sich meist Konturfederkeime vor; doch muss auf die Tatsache aufmerksam gemacht werden, dass zwischen den bereits ausgewachsenen Konturfedern immer wieder solche vorkommen, die äusserlich erst Neoptile zeigen und in ihrer ganzen Entwicklung stark retardiert erscheinen. Auch diese gehören zur ersten Folge und stellen normale, nur stark im Wachstum zurückbleibende Federn dar. Dies tritt vor allem am Rand der schlechtweg als „Raine" bezeichneten Gebiete auf, ein weiterer Hinweis darauf, dass wir es bei diesen Zonen nicht mit klar umschriebenen, konturfederlosen Bezirken zu tun haben und dass die

Ausdrücke Raine und Fluren nicht ohne starke Einschränkungen verwendbar sind.

Die 2. Folge hat sich in der Zwischenzeit stark verändert durch das Auftreten von deutlichen Nachfolgefedern (Plumae), die vor allem im distalen Teil der 1. Unterarmdeckfederreihe gut entwickelt sind (s. Fig. 28). In unmittelbarer Nähe davon finden sich aber noch Federn der 2. Folge mit nur kleinen Pluma-keimen. Zwischen der 1. und 2. Unterarmreihe sind diese nachfolgenden Plumae sogar noch weiter ausgewachsen; zahlreiche zeigen noch die alten aufsit-

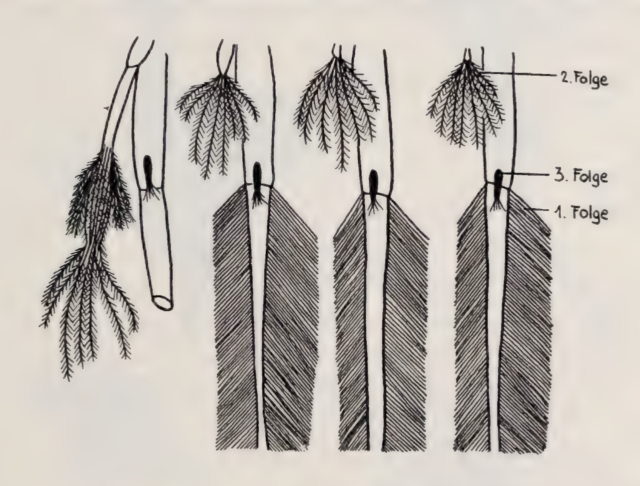


Fig. 28. — *Gallus domesticus.*

Ausbildungsgrad und Anordnung der 3 Federfolgen auf dem Flügel am 35. Postembryonaltag. Linker Flügel, 1. Folge voll entfaltet, 2. Folge (Praeplumae) wird von den neu hervorbrechenden Plumae emporgehoben, 3. Folge (Fadenfedern) brechen neu hervor.

zenden Praeplumaebüschel, andere hingegen haben diese bereits verloren. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch auf der Handfläche. Im Schwanzgebiet beobachtet man einerseits reine Dunen der 2. Folge noch ohne Nachfolgefedern, andererseits aber auch bereits Praeplumae mit darunter liegenden Plumakeimen (s. Fig. 29).

Es zeigt sich also die wichtige Tatsache, dass die sämtlichen Plumae auch bei den Galli, wo sie nicht über den ganzen Körper verteilt sind, von Praeplumae embryonal angezeigt werden. Man beobachtet also ein prinzipiell gleiches Wachstum mit entsprechenden Hemmungsphasen wie bei der 1. Federfolge.

Die 3. Federfolge tritt nun auch noch im Rückenzentrum, bei

den Arm- und Handschwingen und im Brustzentrum auf. Sie ist meist stark entwickelt, grösstenteils auch frisch eröffnet. Die Anordnung ist prinzipiell die gleiche wie in den späten Embryonalstadien (vergl. 14. Embryonaltag). Die stärkste Ausbildung erfährt

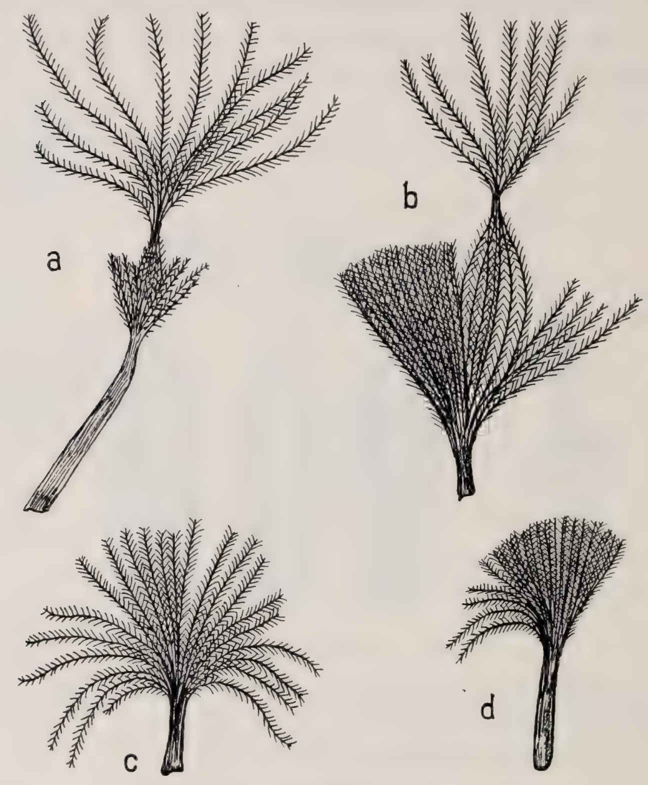


Fig. 29. — *Gallus domesticus.*

Einzelfedern der 2. Folge (Praeplumae) mit ihren Nachfolgern (Plumae) aus der Flügel- und Schwanzregion vom 35. Postembryonaltag.

a) Praepluma noch vollständig vorhanden, Pluma im Eröffnen begriffen.
b) Praepluma noch vollständig, Pluma fast vollständig eröffnet.
c) Voll eröffnete Pluma, Praepluma bereits abgefallen.
d) Pluma, im Eröffnen begriffen, bei der die Praepluma schon frühzeitig abgefallen ist.

die 3. Folge auf der oberen Flügelfläche, wo die einzelnen Anlagen aus einem dichten Büschel von Rami bestehen, die vorläufig noch in keiner Weise den zukünftigen Fadenfederbau erkennen lassen, sondern eher an Dunengestalten erinnern.

Zusammenfassend stellt man also fest, dass die 3. Folge in gleichen Zahlen- und Anordnungsverhältnissen wie auf den Embryonalstadien auf den Follikeln der definitiven Konturfedern wieder hervortritt.

49. Postembryonaltag.

Über die Ausbildung der endgültigen Konturfedern ist ausser der Angabe eines starken Längenwachstums nichts neues zu bemerken. Die längste Handschwinge misst 14 cm, die längste Deckfeder 7 ½ cm, die längste Steuerfeder 10 cm. Es gibt aber immer noch Konturfederkeime, die nur sehr schwach entwickelt sind und sogar hinter der Grösse der Anlagen 3. Folge zurückbleiben. Besonders im Übergangsgebiet Beckenzentrum-H.R.Z. sind oft blosse Embryonaldunen (noch ohne Nachfolger) vorhanden, sodass mehrfach das eigentümliche Verhältnis auftritt, dass neben einer Praepenna bereits eine stark entwickelte, noch geschlossene Dune der 3. Folge vorstösst.

Die Federn der 2. Folge sind auf Flügel, Schwanz, Halsseiten- und Brustmittelfläche zu definitiven Dunen (Plumae) geworden, die stark aufgefaserte Büschel mit meist über 15-20 Rami darstellen, deren Praeplumae überall abgefallen sind und denen im Gegensatz zu den Federn der 1. Folge die Anlagen der 3. Folge vollkommen fehlen. Diese auf wenige Zonen beschränkte Verteilung der 2. Folge lässt die Frage aufkommen, ob bei *Gallus* die Wärmeschutzfunktion, die doch sonst vor allem den Plumabildungen zukommt, entbehrt werden kann, oder ob Ersatzbildungen diese Funktion übernommen haben.

Da zeigt sich nun besonders schön auf diesem Stadium die überraschende Tatsache, dass wenigstens z.T. und zeitweise die 3. Folge die Wärmeschutzfunktion übernimmt. Die zukünftigen Fadenfedern zeigen nämlich in den meisten Hautbezirken des 49 Tagstadiums neben der eigentlichen starren und kräftigen, am Ende verzweigten Fadenfeder ein duniges Basalbüschel, dessen einzelne Rami vorläufig noch fast die Länge der Fadenfeder selbst erreichen (s. Fig. 30) und dadurch sehr wohl geeignet scheinen, den Wärmeschutz zu übernehmen. Dass es sich hier nicht um eine vereinzelte Tatsache handelt, geht daraus hervor, dass dasselbe Verhältnis in den folgenden Zentren getroffen wurde: Rückenz., Schwanzz., Beckenz. und Flügelregion. In den übrigen Zentren

ist die 3. Folge noch nicht soweit eröffnet, dass die Wärmeschutzfunktion schon übernommen werden könnte. Einzig bei den Schwungfedern scheint eine Ausnahme zu bestehen: Dort finden sich wohl mehrere Fadenfedern (4-6) auf dem Follikel einer Schwinge; aber es fehlen von Anfang an fast vollständig die Basalbüschel. Ein Wärmeschutz scheint hier aber ohne weiteres entbehrlich, da die Follikel der Schwungfedern sowieso dicht



Fig. 30. — *Gallus domesticus.*
Einzelfedern der 3. Folge (Fadenfedern) in den späteren Postembryonalperioden.

a) Fadenfeder (3. Folge) mit stark entwickeltem Basalbüschel.
b) 10 Wochen alt.
c) Erwachsenes Tier.

zusammengedrängt eine dachartig vorpringende Schicht darstellen, die die darunter liegenden Hautstellen hinreichend überdeckt und schützt.

67. Postembryonaltag.

Das fortschreitende Wachstum der Konturfedern äussert sich in den meisten Hautbezirken dadurch, dass die neu aus der Follikeltasche heraustretenden Basisteile durch weiche Dunenstruktur gekennzeichnet sind. Nur den Schwung- und Steuerfedern fehlt diese Dunenbasis (längste Handschwinge 16 cm, längste

Deckfeder $8\frac{1}{2}$ cm, längste Steuerfeder 15 cm). Diese starke Dunenbasisbildung der meisten Konturfedern erhält eine umso grössere Bedeutung, als gleichzeitig auf diesem Stadium die meisten Fadenfedern ihre Dunenbasis verlieren und demzufolge mit dem blossen mittleren Faden einen Wärmeschutz nicht mehr ausüben können.

Die Federn der 2. Folge bestehen aus reinen Plumae, deren Praeplumae alle abgefallen sind. Sie besetzen immer noch bloss die früher schon erwähnten Zonen (Flügel, Schwanz, Halsseiten- und Brustmittelfläche).

Die Fadenfedern haben weitere Hautbezirke besetzt: Halsoberfläche, Bauchfläche. Die Einzelanlagen der auf dem letzten Stadium bereits besetzten Gebiete verlieren, wie oben schon erwähnt, ihre Bedeutung als Wärmeschutz durch Wegfall der dunigen Basisteile (s. Fig. 30). In den neu besetzten Zonen dagegen ist die Dunenbasis natürlich noch deutlich entwickelt; dort sind die Konturfedern auch noch nicht mit basaler Dunenstruktur ausgestattet.

Die Verteilung der Fadenfedern in den einzelnen Zentren lässt sich nun sehr leicht mit der embryonalen Verteilung in Übereinstimmung bringen; die gleichen Symmetrieverhältnisse finden sich wieder, wie sich durch zahlreiche Stichproben nachweisen liess.

Erwachsenes Tier.

Als Abschluss der Darstellung der Postembryonalstadien wollen wir schliesslich noch eine kurze Zusammenfassung der Gefiederverhältnisse des erwachsenen Tieres folgen lassen:

Die Konturfedern, die ihre maximale Grösse erreicht haben (längste Handschwinge 18 cm, längste Deckfeder 9 cm, längste Steuerfeder 18 cm), zeigen neben der stark dunigen Basis der Feder selbst nun auch noch eine meist gut entwickelte Afterfeder, die den Wärmeschutz noch beträchtlich zu verstärken im Stande ist. Das stimmt auffallend gut zusammen mit der Feststellung, dass nun auch die sämtlichen Fadenfedern wirkliche Fäden darstellen, d. h. keine basalen Dunenbüschel mehr besitzen. Soviel sich also aus unserer Übersicht ergibt, findet bei *Gallus* ein Wechsel in der Ausübung der Wärmeschutzfunktion innerhalb der einzelnen Federtypen statt, der im folgenden Schema zusammengefasst werden soll (s. Fig. 31):

1. Erster Wärmeschutz durch Neoptile, die über den ganzen Körper ziemlich gleichmässig verteilt sind;

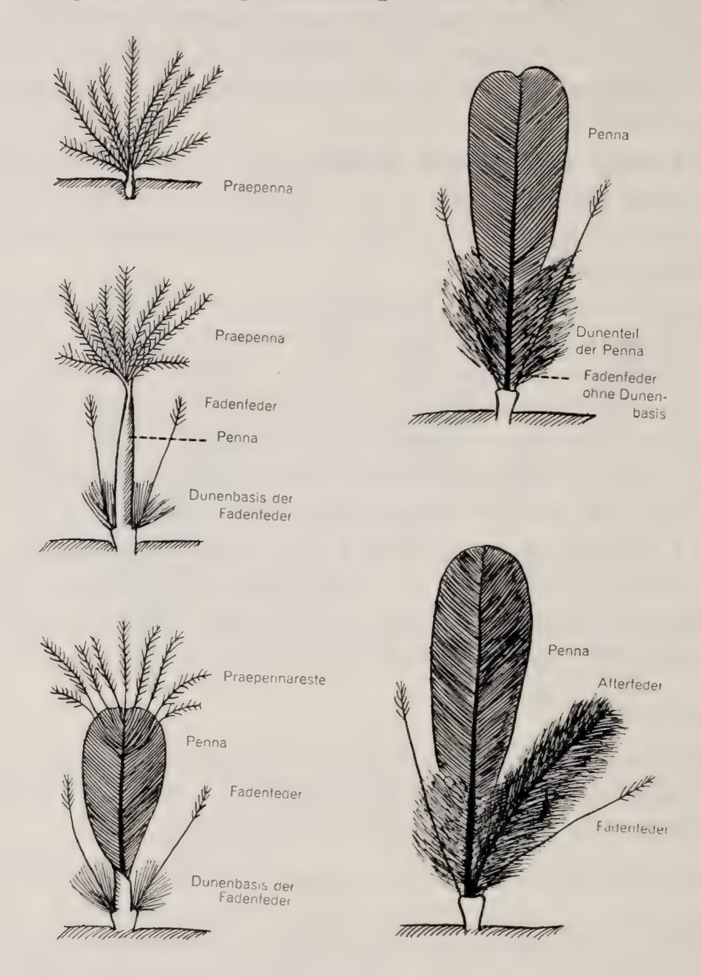


Fig. 31. — *Gallus domesticus* (Leghorn).
Schema der Entwicklung der 1. und 3. Federfolge während der Postembryonalzeit (Ablösung innerhalb der Wärmeschutzfunktion).

2. Am Flügel und Schwanz, wo die Konturfedern ihr frühestes stärkstes Wachstum zeigen und wo die Haut am ehesten entblösst wird, tritt die 2. Federfolge als Wärmeschutz auf;
3. In den übrigen Körperbezirken, wo die 2. Folge fehlt, übernehmen beim Auswachsen der Konturfedern die frisch

eröffneten Federn der 3. Folge mit ihren basalen Dunenbüscheln den Wärmeschutz;

4. Später bilden die Konturfedern selbst eine dunige Basis aus; gleichzeitig verlieren die Fadenfedern ihre basale Dunenstruktur und lassen nur den mittleren Ramus als Fadenfeder bestehen;
5. Schliesslich tritt dazu die Bildung einer Afterfeder mit erhöhter Wärmeschutzmöglichkeit.

Die 2. Federfolge beschränkt sich weiterhin auf die ursprünglichen Zonen.

Die Fadenfedern sind in zahlreichen Hautbezirken bereits abgefallen oder nur noch in kümmerlichen Resten nachzuweisen. In andern Zonen sind sie weiterhin kräftig in die Länge gewachsen und erreichen (z.B. im Beckenzentrum) 5-6 cm Länge, die Basalbüschel fehlen überall. Kümmerliche Fadenfedern finden sich immer noch bei den Schwungfedern.

Zusammenfassung der Resultate aus den Postembryonalstadien von Gallus.

Wenn wir die am Anfang dieses Kapitels aufgerollten Probleme nach dieser Darstellung der postembryonalen Verhältnisse nun zusammenfassend beantworten, so können wir die folgenden wichtigsten Resultate hervorheben:

1. Die Zahl und Anordnung der Pennae entspricht weitgehend derjenigen der Praepennae;
2. Die Bezeichnungen Raine und Fluren müssen bei genauerer Darstellung der Gefiederverhältnisse wegfallen, da innerhalb der einzelnen Zonen alle möglichen Übergänge von Federtypen feststellbar sind;
3. Die Praeplumae behalten ihre embryonale Zahl und Anordnung ebenfalls bei und werden von den Plumae des endgültigen Federkleides über die Hautfläche emporgehoben;
4. Die 3. Folge, die embryonal in den Follikel eingewachsen war, tritt postembryonal in derselben Zahl und Anordnung wieder auf in der Form von Fadenfedern;

5. In der Wärmeschutzfunktion lässt sich eine zeitliche Aufeinanderfolge von Praepennae, Plumae, Fadenfederbasis, Konturfederbasis und Afterfeder feststellen.

B. **Die Postembryonalpterylose von Vanellus cristatus M.**

Mit Hilfe des Beobachtungsmaterials, das aus mehreren Kiebitzaufzuchten gewonnen wurde, ist es uns möglich, die Angaben über die Embryonalpterylose von *Vanellus* durch einige Hinweise auf die Postembryonalpterylose zu ergänzen. Natürlich kann es sich nicht um eine ausführliche Darstellung dieser letzteren handeln, sondern es sind vor allem die folgenden Fragestellungen, die wir von den postembryonalen Beobachtungen aus beantworten möchten.

1. Das Problem der Übergänge von 1. Folge (= Praepennae) ➔ Pennae, von 2. Folge (=Praeplumae) ➔ Plumae, und von 3. Folge (= „Praefiloplumae") ➔ Filoplumae.
2. Die Frage nach den Zahlenverhältnissen bei späten Embryonalstadien und Postembryonalstadien der Pterylose.

Diese beiden Fragen scheinen uns einer genaueren Behandlung bedürftig, da in den meisten Darstellungen des Postembryonalgefieders nicht mit genügender Schärfe darauf eingegangen wird, sondern man sich zumeist mit den Übergängen bei der Einzelfeder begnügt hat. Schaub (1907) weist in seiner Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden ebenfalls auf diesen Mangel hin und gibt eine sehr genaue Beschreibung einiger Nestlinge. Leider fehlt auch bei seiner Darstellung ein Vergleich mit den embryonalen Verhältnissen. In einer folgenden Arbeit (1912) befasst er sich in ausführlicher Weise mit den oben angeführten Übergängen und kommt an Hand eines reichen Beobachtungsmaterials zur Ansicht, dass die Neoptile nur die Spitzen der endgültigen Federn darstellen. Wir vermissen aber auch dort den Hinweis auf die embryonale Entstehungsweise der 2. und 3. Federfolge und den Nachweis der Zusammenhänge mit entsprechenden embryonalen Bildungen. Dasselbe kann für die Arbeit von Lynds Jones (1907) ausgesagt werden, die für zahlreiche Vogelgruppen die Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Neoptil und

endgültiger Feder, zwischen Praepluma und Pluma gibt und auch mit Bildermaterial belegt. Aber auch dort steht immer nur die Einzelfeder in ihrem postembryonalen Verhalten zur Diskussion.

Wir möchten daher in unserer Darstellung gerade diese Lücken ausfüllen, d. h. die verschiedenen Federformen auf ihre embryonalen Stufen zurückführen. Es soll dies schon in der äusseren Anordnung des Beobachtungsmaterials angedeutet werden durch eine entsprechende Einteilung nach den 3 schon embryonal unterschiedenen Federfolgen, die in ihrer postembryonalen Entwicklung getrennt dargestellt werden:

1. *Entwicklung der 1. Federfolge:*

Die 1. Federfolge eröffnet ihre Neoptile meist innerhalb des 1. bis 2. Postembryonaltages, wobei die Rückenneoptile am längsten geschlossen bleiben, da sie am wenigsten mechanisch in Anspruch genommen werden. Die auffälligste Bildung dieses entfalteten *Vanellus*-Dunenkleides ist der weisse Oberhalskragen, auf den wir bereits hier aufmerksam machen wollen, da er in seinem späteren Verhalten durch starke Wachstumshemmungen bei den definitiven Pennae gekennzeichnet ist.

Durch genauen Vergleich lässt sich die gleiche Anzahl von Federn der 1. Folge nachweisen wie im späten Embryonalzustand. Die Neoptile bleiben in ihrer Ausbildung auf der gleichen Stufe stehen bis zum 9.-10. Postembryonaltag (vergl. im Gegensatz dazu *Gallus*). Erst in diesem Zeitpunkt treten die ersten Keime der endgültigen Federn aus der Haut hervor (zuerst Armschwingen und Handschwingen); sie bleiben vorerst geschlossen während ihres weiteren Auswachsens, lassen aber ihre Federfahnen am 16.-17. Tag nach Schlüpfen aus den Federscheiden hervortreten (wieder zuerst Armschwingen und Handschwingen). Am distalen Ende sitzen die Neoptile immer noch in ihrer alten Ausbildung. Bis zum 23. Tag sind die für *Vanellus* typischen, langen Häubchenfedern soweit ausgewachsen, dass sie ihre Spitzen ausserhalb des Dunenpelzes zeigen; auch sie sind mit aufsitzenden Neoptilen ausgestattet. Die übrigen Neoptile des Körpers lockern sich langsam auf und fallen in geringem Masse bereits ab. Am spätesten treten die endgültigen Keime auf der Rückenmitte auf, auf der noch im Zustand der ersten Flugfähigkeit (5 Wochen) das reine Dunenmuster festzustellen ist, und erst mit ca. 45-50 Tagen ist

auch der letzte Rest dieser Dunenzeichnung durch Wegfall der Neoptile selbst verschwunden. Eine ähnliche, wenn auch nicht so stark verzögerte Ausbildung der endgültigen Federn der 1. Folge zeigt sich im Gebiet des bereits erwähnten weissen Oberhalskragens. Dort treten die ersten schwachen Federkeime am 26. Tag auf, in einem Zeitpunkt, in dem schon ein grosser Teil des Gefieders von seinen Neoptilen befreit ist und die endgültigen Farbverhältnisse aufweist (Flügel, Brust, Bauch). Bis zum 32. Tag ist der Vogel zum grössten Teil von Neoptilen frei; die letzten lassen sich auf der Kopfoberfläche, im Gebiet des weissen Kragens und am längsten auf der Rückenfläche in vollkommen aufgelöstem Zustand auffinden. Mit 5 Wochen ist der Kiebitz flugfähig (vergl. auch Heinroth, Noll, etc.); die Schwungfedern sind dabei allerdings noch nicht ausgewachsen (Armschwingen: 8 cm, Handschwingen: 14 cm), sondern verlängern sich bis zur vollständigen Verhornung (ca. 50. Tag) noch weiter (Armschwingen: 11 ½ cm, Handschwingen: 17½ cm).

2. *Entwicklung der 2. Federfolge:*

Die Embryonalanlagen der 2. Federfolge lassen sich auch postembryonal sehr deutlich identifizieren. Sie fallen zwar wegen ihrer zarten Ausbildung sehr leicht ab; doch lässt sich für die gesamte 2. Folge bei *Vanellus* eine Nachfolge in Form der endgültigen Plumae nachweisen. Noch am 5. Postembryonaltag kann im V.R.Z. und H.R.Z., besonders stark aber im weissen Kragengebiet, in der Becken- und Schenkelzone die Gesamtheit der Praeplumae teils geschlossen, teils eröffnet wie die Neoptile der 1. Folge, festgestellt werden. Besonders schwierig und spärlich aufzufinden sind diese Praeplumae eigentlich nur auf der Flügelfläche, ein Verlust der offenbar mit der starken Beanspruchung durch Bewegung zusammenhängt.

Innerhalb der 2. und 3. Postembryonalwoche werden nun diese Praeplumae aus der Haut gestossen und es folgen ihnen die entsprechenden Plumae nach; dies gilt für alle Hautbezirke des Körpers. Einzig der Zeitpunkt des Auftretens ist für die einzelnen Hautzonen verschieden. Am 21. Tag z. B. sind im Rücken-, Schwanz-, Flügel- und Schenkelgebiet die hellgrauen Plumae von den Praeplumae bereits befreit, Brust und Bauch dagegen zeigen noch die beiden aufeinanderfolgenden Stufen der Federausbildung.

Im Bereich des weissen Oberhalskragens und der Rückenmitte tritt dabei das eigentümliche Verhältnis auf, dass die 1. Federfolge immer noch bloss durch embryonal schon angelegte Praepennae (ohne Pennae) vertreten ist, während die endgültigen Plumae bereits ihre Praeplumae verloren haben; die Verzögerung des Wachstums bezieht sich also nur auf die 1. Federfolge, die 2. dagegen wächst gleichmässig aus. Am 30. Tag sind die Praeplumae in den meisten Hautbezirken abgefallen (Ausnahme: Randzonen des B.Z.), die Plumae dagegen stark ausgewachsen (Länge: 1 cm), und bis zum 40. Tag ist der ganze Körper mehr oder weniger stark mit voll ausgebildeten Plumae ausgestattet. Eine Vermehrung der Federzahl gegenüber der embryonal angelegten 2. Federfolge hat offensichtlich nicht stattgefunden.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge:*

Bei der Darstellung der letzten Periode des Embryonallebens mussten wir für die Entwicklung der 3. Folge den Prozess des Einwachsens der einzelnen Anlagen schildern. Dieser Vorgang ist auch für die Postembryonalzeit nicht ohne Folgen. Noch am 21. Postembryonaltag ist in einigen Zonen (Vorderrücken, Becken- und Schulterzone) von dieser 3. Folge bloss eine erste Andeutung in Form von kurzen, hellen, durchsichtigen Fortsätzen der Follikelränder zu treffen. Auf der Rückenmittelfläche, die ja erst mit Neoptilen besetzt ist, finden sich überhaupt keine Vertreter der 3. Folge. Auf dem Flügel hingegen sind die Anlagen im Auffasern begriffen und lassen ähnlich wie bei *Gallus* bereits ein basales Dunenbüschel und eine daraus hervortretende Fadenfeder mit distaler Verzweigung erkennen. In der Schwanzregion, auf der Brust- und Bauchfläche und im Schenkel- und Scheitelgebiet finden wir bereits voll eröffnete Fadenfedern, bei denen das basale Büschel ebenfalls noch vorhanden ist. Bis zum 30. Tag sind die Federn der 3. Folge in allen Hautbezirken, in denen sie embryonal vorhanden waren, wieder vertreten. In der überwiegenden Zahl der Fälle mit einer gut entwickelten, verzweigten Fadenfeder ausgestattet, zeigen doch die meisten noch die basalen Dunenbüschel. Am 35. Tag ist die Dunenbasis nur noch bei den Fadenfedern der Ventral-, Becken- und Handzone zu treffen. In den übrigen Zentren stehen sie in der 1-5 Zahl, von den basalen Büscheln befreit, auf den Follikelrändern der Federn 1. Folge.

Auch auf der Rückenmittelfläche, d. h. also in der Zone der retardierten Entwicklung der 1. Federfolge sind die Fadenfedern voll entwickelt. Nach Ablauf der 6. Woche endlich finden wir mit wenigen Ausnahmen auf allen Hautflächen freie Fadenfedern mit deutlicher Endverzweigung, aber ohne Basalbüschel.

Aus diesen Beobachtungen am lebenden Tier ergibt sich also mit voller Sicherheit, das die drei Federfolgen auch postembryonal in gleichen Zahlenverhältnissen nachweisbar sind und dass nicht nur die endgültigen Konturfedern (Pennae), sondern auch die endgültigen Dunen (Plumae) und Fadenfedern (Filoplumae) embryonal bestimmte Vorläufer besitzen (Praeplumae resp. „Praefiloplumae").

C. Die Postembryonalpterylose von Fulica atra L.

Während wir uns bei der Darstellung der Embryonalpterylose von *Fulica* auf keinerlei frühere Arbeiten über diese Gattung beziehen konnten, sind für das Nestlingskleid auf postembryonalen Stadien zahlreiche Literaturangaben zu finden. Es ist dieses Nestlingskleid sogar übertriebenerweise als ganz besonders abweichend vom Normaltypus, wie wir ihn für die bisherigen Formen dargestellt haben, bezeichnet worden. So gibt z. B. STRESEMANN (1927-1934) folgendes an: „Es sind nun keineswegs stets die dunig umgewandelten Spitzen der Konturfedern (die „Praepennae"), welche den ersten Wärmeschutz zu bewirken haben, sondern vielfach die durch einen Dunenschaft abgesetzten Spitzen der Pelzdunen (die „Praeplumae"). Bei den Ralli erscheint zunächst ein schwarzes, wolliges Pelzdunenkleid, das auch die Federraine bedeckt, und zwischen diesen Elementen brechen dann nach längerer Zeit (bei *Crex* nach 15 Tagen) die Konturfedern hervor, deren Spitze in keiner Weise modifiziert ist » (p. 300 f.).

Dagegen ist, wie sich aus den nachfolgenden Beobachtungen ergeben wird, einzuwenden, dass sowohl für *Crex* als auch für *Fulica* die näher untersucht wurden, der allererste Wärmeschutz durchaus von den Praepennae ausgeht. Es entsteht später allerdings ein Pelzdunenkleid, das für kurze Zeit sogar die Praepennae überdeckt; es handelt sich dabei aber bereits um die eigentlichen Plumae des Jugendgefieders (die Praeplumae sind ja embryonal

eingewachsen); zwischen diesen werden dann die vorher schon vorhandenen Praepennae durch das Auswachsen der endgültigen Konturfedern hervorgehoben. Die Spitzen der Konturfedern sind also auch bei den Rallen (zum mindesten bei *Crex* und *Fulica*) durchaus modifiziert (s. Taf. 3, Fig. 17 und Fig. 32). Es lässt sich das

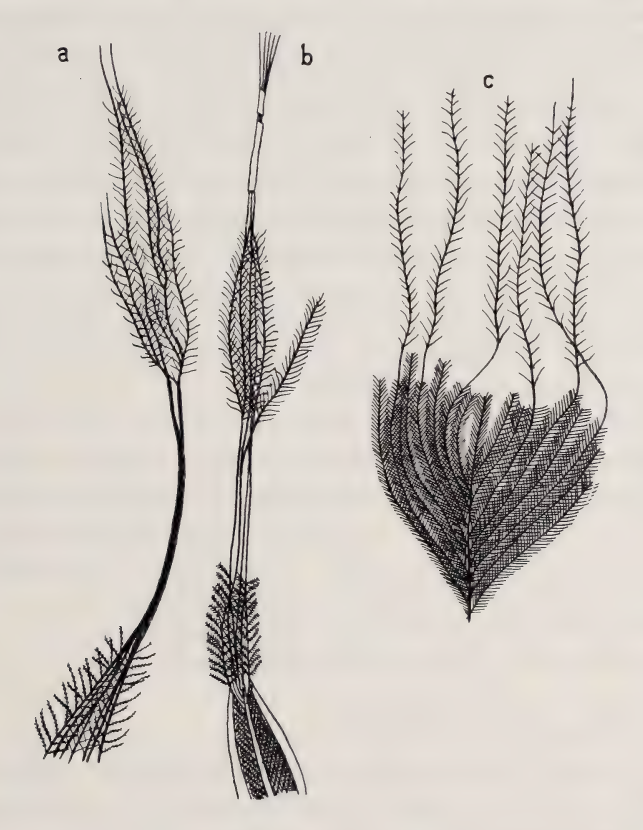


Fig. 32. — Postembryonalpterylose von *Fulica atra* L.

a) Schwanzneoptil, 38. Postembryonaltag.
b) Neoptil einer Armschwinge, 27. Postembryonaltag.
c) Brust-Konturfeder mit aufsitzenden Neoptilresten, 27. Postembryonaltag.

durch genauere Untersuchung für sämtliche Konturfedern deutlich nachweisen. Dieser Irrtum scheint für *Crex* auf eine ungenaue Angabe Heinroths zurückzugehen, der mit 15 Tagen von einem Hervorbrechen der Konturfedern zwischen den Neoptilen spricht. Danach möchte ich auch die zweite Angabe Stresemanns,

dass „*Rallus* ein schwarzes dichtes Dunenkleid hat, zwischen dessen Elementen die bleibenden Federn sprossen“ stark bezweifeln.

Diese ungenauen Angaben können allerdings bei Rallen mit Leichtigkeit unterlaufen, da man bei nur oberflächlicher Betrachtung in dem sehr dichten Federkleid rasch einer Täuschung unterliegt. Der Übergang Neoptil-Konturfeder ist ein ausserordentlich lockerer und daher nur schlecht abgrenzbar; zudem öffnen sich die Konturfederkeime sehr frühzeitig in lockerer Weise schon kurz nach dem Austreten aus der Haut, sodass sie vorerst mit Dunen verwechselt werden könnten. Die richtige Kontinuität der einzelnen Federfolgen lässt sich daher nur beurteilen, wenn am gleichen Tier während der ganzen Postembryonalzeit in regelmässigen kurzen Zeitabständen die Entwicklung der Federn verfolgt wird. Es wurde das im vorliegenden Fall für *Fulica* durchgeführt und gleichzeitig die Entwicklungsstadien der Federn mit Binokularvergrösserung am lebenden Tier verfolgt.

Das bedingte allerdings die nicht gerade leichte Aufzucht mehrerer Einzeltiere und deren regelmässige Kontrolle, wodurch es möglich wurde, die genannten irrtümlichen Angaben zu widerlegen. Es ergibt sich daraus die Unmöglichkeit (wenigstens für Rallen), an einem willkürlich aus der Entwicklung herausgegriffenen Einzelstadium ganze Federkontinuitäten abzuleiten.

Die Einzeltatsachen sollen im folgenden wieder für die drei Federfolgen getrennt zusammengestellt werden.

1. *Entwicklung der 1. Federfolge.*

Bis zum 3. Postembryonaltag sind die Neoptile eröffnet; eine Ausnahme von dieser Regel machen einzig die mit goldgelben oder roten Federscheiden ausgestatteten Kopf-, Rücken- und Flügeldunen (s. Fig. 32), die z. T. erst viel später (bis zu 4 Wochen) aufbrechen und die Dunenrami noch lange an ihrer Spitze zusammenhalten. Das weiche, dunkle Dunengefieder stellt bis zum 10. Tag den einzigen Wärmeschutz des jungen Vogels dar. Wohl wachsen diese Neoptile auch postembryonal noch weiter, das Hervorbrechen der eigentlichen Konturfedern ist aber bei *Fulica* stark verzögert und setzt erst gegen Ende der 2. Woche ein. Das Flächenwachstum der Haut geht aber gleichmässig weiter, sodass die Neoptile (vor allem der Rückenfläche) immer weiter auseinanderrücken und mit

ihrer noch immer gleichen Zahl nur eine lockere Bedeckung der Rückenfläche ermöglichen (vergl. zu diesem Zeitpunkt 2. Federfolge). Im Laufe der 3. Woche treten die endgültigen Konturfederkeime in allen Federbezirken mit Ausnahme der Kopfpartie unter den Neoptilen und mit diesen in engem Zusammenhang stehend (im Gegensatz zu STRESEMANN) aus der Haut hervor (s. Fig. 32). Besonders stark ist dieses Wachstum auf der Rücken-, Ventral- und Schulterfläche (bis 2 cm), während die Flügelfedern nur sehr langsam aus der Haut hervorbrechen (15. Tag Handschwingen: 2 mm), sodass die Flügel im Vergleich zur Rumpf- und Beingrösse stark zurückbleiben (bis zur 4.-5. Woche) (s. Taf. 3, Fig. 17). Auf der Kopfoberseite sind von der 1. Federfolge erst die schwarzen, unverästelten, borstenförmigen Federn in sehr dünner Verteilung vorhanden. Die Schwanzneoptile sind durch sehr lange, ungegliederte Zwischenstücke mit den nachfolgenden Konturfedern verbunden (s. Fig. 32). Bis zum Abschluss der 5. Woche sind alle diese Konturfedern beträchtlich gewachsen (Handschwingen: 4 cm, Schulterfedern: 7 cm). Überall aber tragen sie noch die Neoptilreste in stark aufgefaserter Anordnung an ihrer Spitze (s. Fig. 32). Die roten Kölbchenfedern sind bis auf geringfügige Reste verschwunden.

Die Zahl der Federelemente 1. Folge hat sich bis jetzt höchstens im Gebiet der Kopfoberfläche vermehrt, ist aber in den übrigen Hautbezirken gleich geblieben. Die Verdichtung des Federkleides beruht auf der sehr starken basalen Verbreiterung dieser Federn und der Entfaltung der 2. Federfolge (Plumae).

Erst mit 50 Tagen erfolgt eine weitere Verdichtung des Federkleides durch Einlagerung ganz neuer Konturfedern (Ventralfläche, Rücken, Halsunterseite) in mehreren Reihen, die nun selbstverständlich keine dunigen Vorläufer zeigen. Bis zum 65. Tag (Datum des Maximalgewichtes und der Erlangung der Flugfähigkeit) haben die meisten dieser neuen Konturfedern fast die Länge der ersten Konturfedern (mit Vorläufern) erreicht und beide Sorten setzen ziemlich gleichzeitig mit dem Wachstum aus. In diesem Zeitpunkt ist nun natürlich die Zahl der Konturfedern beträchtlich grösser als auf den Embryonalstadien. Damit ist das Jugendgefieder fertig ausgebildet, wenn auch das Wachstum des Zwischengefieders sich noch weiter verfolgen lässt.

2. *Entwicklung der 2. Federfolge.*

Auf den späten Embryonalstadien wurde auf die weitgehende Reduktion der Praeplumae hingewiesen. Diese ausführlich dargestellte Reduktion hat zur Folge, dass die Plumae postembryonal ohne eigentliche Vorläufer aus der Haut hervorbrechen. Einzig die embryonal nicht reduzierten Anlagen sind auch postembryonal mit solchen Vorläufern ausgestattet (z. B. Rückenmittelrain, Schenkelzone). Das erste Auftreten der embryonal reduzierten, also mit Plumae zu bezeichnenden Federn erfolgt kurz nach Abschluss der 1. Postembryonalwoche und zwar im Rückenzentrum und Oberhalsgebiet. Dort lassen sich mit 10 Tagen zahlreiche, kurze, schwarze, schräg in der Haut liegende Stäbchen beobachten, die auch auf dem Flügel, in der Beckenzone und auf der Ventralfläche bis zum 14. Tag sich öffnen und stark auswachsen. In der Rückenzone zeigt sich ein derart beschleunigtes Wachstum dieser Plumae, dass sie sogar den gleichzeitig viel langsamer wachsenden Konturfedern mit aufsitzenden Neoptilen an Länge zeitweise gleichkommen, die Federlücken der 1. Federfolge weitgehend ausfüllen und so das dichte Pelzdunenkleid dieses Entwicklungsstadiums ergeben (s. Taf. 3, Fig. 17). Diese Pelzdunen aber als Praeplumae zu bezeichnen (s. STRESEMANN) scheint mir nicht gerechtfertigt; es sind vielmehr die Plumae des Jugendgefieders, und sie entsprechen durchaus den für die Lariden oder *Vanellus* angegebenen Pluma-Bildungen.

Nach der 4. Woche ist dieses Zwischenstadium überwunden, die definitiven Konturfedern sind in ihre Hauptwachstumsphase eingetreten und überwachsen nun diese Plumae bei weitem. Die Dunen des Jugendgefieders sind zu grossen, dunkelgrauen Büscheln geworden, die auch auf der Kopfoberfläche zwischen den Konturfedern eine dichte Lagerung zeigen. Das spätere postembryonale Verhalten dieser Plumae wurde nicht weiter verfolgt. Es scheint, dass auch im Alter von 3 Monaten noch die gleiche Besetzung mit Plumae anzutreffen ist; doch konnte das nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge.*

Für die Darstellung der Fadenfeder-Entwicklung können wir uns kurz fassen. Die frühesten Follikel-Vorwölbungen wurden mit ca. 3 Wochen im Schultergebiet getroffen.

Die Entwicklung läuft entsprechend ab wie bei den Lariden, d. h. es findet ebenfalls vorerst eine dunige Auffaserung statt, die basalen Dunenrami fallen später ab, und die schwarze oder auch farblose Fadenfeder bleibt allein bestehen. Dieses Endstadium zeigt insofern eine gewisse Verschiedenheit von denjenigen der Lariden, als die Fadenfeder oft am Ende in 2-3 Hauptäste mit Nebenästen verzweigt sein kann. Im Kopfgebiet ragen diese Fadenfedern z. T. bis zu einem Zentimeter über die Konturfedern hinaus, sodass sie sogar farbbestimmend werden können (vor allem auf der Schnabelunterseite).

D. **Die Postembryonalpterylose der Laridae.**

Ein reichliches Beobachtungsmaterial, das aus zahlreichen Aufzuchten im Laboratorium gewonnen werden konnte, erlaubt es uns, auch für die beiden Laridae (*Larus ridibundus* L. und *Sterna hirundo* L.), deren Embryonalpterylose ausführlich geschildert wurde, die entsprechenden Angaben über die postembryonale Federbildung zu machen. Ähnlich wie bei *Vanellus* wollen wir aber auch in diesem Falle nur einige ausgewählte Probleme behandeln:

1. Es sollem die verschiedenen adulten Federformen auf ihre embryonalen Vorstufen zurückgeführt werden.
2. Die Reduktionserscheinungen der 2. Federfolge, die schon embryonal (besonders bei *Sterna*) festgestellt wurden, müssen in ihren Auswirkungen auf die postembryonale Federbildung untersucht werden.
3. Die Zahl der embryonal angelegten Federn soll mit derjenigen der Postembryonalperiode verglichen werden.

Die Beobachtungen werden im folgenden für *Larus* und *Sterna* gemeinsam angegeben und zwar in Form eines Vergleiches, der für die 3 Federfolgen getrennt durchgeführt werden mag:

1. *Entwicklung der 1. Federfolge.*

Zunächst erweist sich für die beiden Lariden, ähnlich wie für *Vanellus*, die Vermutung als richtig, wonach die embryonalen und postembryonalen Anlagenzahlen, soweit feststellbar, übereinstim-

men. In beiden Fällen wird dieses bestimmte Zahlenverhältnis, für die einzelnen Zentren etwas verschieden, zwischen dem 10. und 13. Bruttag festgelegt. Die definitiven Konturfedern treten demnach an den gleichen Stellen der Haut hervor wie ihre embryonalen Vorläufer.

Die Neoptile brechen bei beiden Gattungen schon am 1.-2. Postembryonaltag grösstenteils aus den Federscheiden hervor und ergeben das bekannte weiche Dunenkleid (s. Taf. 3, Fig. 19, 20). Am 3.-4. Postembryonaltag lassen sich auch bereits die ersten definitiven Federkeime nachweisen (Hand, Arm, Schulter), die allerdings noch vollstängig von den Neoptilen überdeckt bleiben und erst im Laufe der nächsten Tage aus dem Dunenkleid heraustreten (s. Taf. 3, Fig. 19). Dabei zeigt sich ein Unterschied zwischen *Larus* und *Sterna*, indem bei *Sterna* ein rascheres Wachstum der definitiven Schwungfedern zu beobachten ist (z. B. am 10. Tag:

Handschwingen *Larus* = 8 mm, geschlossen
Sterna = 20 mm, 5 mm entfaltet.)

Bis zum 11. Tag nach Schlüpfen finden sich bei beiden Formen in allen Hautbezirken mit Ausnahme der Kopfpartie die Keime der Pennae. Das hat zur Folge, dass ungefähr vom 13. Tag an das Zeichnungsmuster verwischt, wobei wiederum die Kopfregion und z. T. noch die Rückenpartie in ihrem Verhalten abweicht und sich nach wie vor durch klares Nestlings-Muster auszeichnet. Gleichzeitig mit dem Auswachsen der definitiven Federkeime lockern sich die Neoptile immer mehr auf.

In den übrigen Körperzonen fallen die Neoptile auch oft als ganzes in diesem Zeitpunkt schon ab und lassen die definitiven Pennae in Erscheinung treten. Das Wachstum der Schwungfedern setzt vor allem bei *Sterna* besonders stark ein und ermöglicht bei guter Aufzucht bis zum Abschluss der 3. Postembryonalwoche die Erlangung der Flugfähigkeit, die zeitlich zusammenfällt mit dem Auftreten des maximalen Körpergewichtes des Tieres. Zu diesem Zeitpunkt sitzen noch zahlreiche Neoptile auf den Pennae; die Kopfzeichnung ist, wenn auch stark verwischt, noch erkennbar, denn hier treten die endgültigen Federkeime erst in ihre Hauptwachstumsphase ein. Auch die übrigen Körperfedern und vor allem die Schwungfedern wachsen noch weiter und erreichen ihr Maximum (ca. 18 cm : 3. Handschwinge) im Durchschnitt erst

um den 34.-37. Tag, bei einzelnen Exemplaren sogar noch später. Dann sind auch die letzten Neoptilreste im allgemeinen abgefallen, die schwarze Kopfkappe ist vorhanden und damit eigentlich das Jugendfieder fertig ausgebildet.

Für *Larus* geht die Entwicklung weniger rasch vor sich. Die Flugfähigkeit wird erst mit ca. 5 Wochen erreicht (vergl. auch Heinroth, Noll).

Mit 3 Wochen ist noch die Hauptfläche des Körpers mit Neoptilen besetzt, Kopf- und Rückenzeichnung sind noch erhalten. Erst mit 25 Tagen zeigen sich grössere Lücken in der Neoptilbesetzung von Kopf und Rücken. Mit ca. 27 Tagen wird im Durchschnitt das Höchstgewicht erreicht. Zu dieser Zeit entsteht ein auffälliger, weisser Federring um das Auge herum, und die Dunen beschränken sich auf die Hinterkopf- und Rückenfläche.

Noch immer wachsen die meisten Pennae weiter, die Schwungfedern erreichen ihr Maximalmass erst mit 45 Tagen (ca. 20 cm), womit auch gleichzeitig das Jugendgefieder voll ausgebildet und die letzten Neoptilreste abgefallen sind.

2. *Entwicklung der 2. Federfolge.*

Für die Entwicklung der 2. Folge werden wir andere Verhältnisse erwarten müssen für Anlagen mit embryonaler Reduktion als für Anlagen ohne embryonale Reduktion.

Für die letzteren, die bei *Larus* nach unseren früheren Angaben häufiger zu treffen sind, während sie bei *Sterna* auf das Schenkelzentrum beschränkt bleiben, ist eine absolut typische Postembryonalentwicklung festzustellen, in ähnlicher Art, wie wir sie bei *Vanellus* gefunden haben.

Bei *Sterna* sind z. B. die geöffneten Praeplumae am 9. Postembryonaltag (s. Fig. 33) im Schenkelzentrum bereits von den endgültigen Plumae aus der Haut emporgehoben worden, und noch am 18. Tag können ähnliche Federgebilde aus dem Schenkelzentrum in grosser Zahl gewonnen werden. Bis zum 30. Tag fallen die sämtlichen Praeplumae ab.

Bei *Larus* zeigen ebenfalls die nicht reduzierten Anlagen eine typische Entwicklung. Ähnlich wie die Praepennae öffnen sich auch die Praeplumae innerhalb der beiden ersten Tage nach Schlüpfen; sie erreichen allerdings nur selten die Länge der Neoptile selbst. Unter diesen Praeplumae stossen die definitiven Plumae

bis ca. zum 7. Tag aus der Haut hervor und schieben die Praeplumae vor sich her, sodass dadurch auffällige Doppelbildungen entstehen (s. Taf. 3, Fig. 22 und Fig. 34, 1-3).

Durch das fortschreitende Wachstum dieser Plumae werden die Praeplumae immer mehr von den übrigen Dunenrami losgetrennt (s. Fig. 34, 2) und schliesslich abgeworfen.

Von diesem typischen Wechsel zwischen Praepluma und Pluma unterscheidet sich sehr scharf die Nachfolge der reduzierten Praeplumae, wie sie für die meisten Hautbezirke von *Sterna* (Ausnahme: Schenkelzentrum) und für einige Anlagenzentren von *Larus* angegeben werden muss.

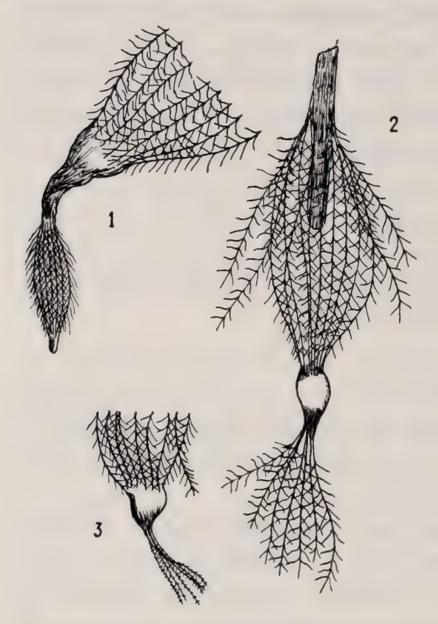


Fig. 33. — Postembryonalpterylose von *Sterna hirundo* L.

Entwicklung der 2. Federfolge: Schenkelzone, 9. Postembryonaltag, Plumae mit Praeplumae.

Für diese reduzierten Anlagen lässt sich, infolge ihres embryonalen Einwachsens, in den ersten Tagen nach Schlüpfen keine Spur nachweisen. Erst am 5. Tag beobachtet man bei *Sterna* auf der Handfläche, in der Bauch- und Rückenregion winzige Höcker von ähnlicher Ausbildung wie sie embryonale Federanlagen zeigen. Im Laufe der nächsten Tage treten die gleichen Bildungen auch in den übrigen Hautbezirken in Erscheinung; immer aber fehlen irgendwelche Vorläufer. Bis zum 8. Tag sind sie meist entfaltet, wobei sich aber sehr oft beobachten lässt, dass die Spitzen der Dunenrami dieser Plumae durch eine kompakte Hornmasse zusammengehalten werden (s. Fig. 35, 1), eine Bildung, die sich vielleicht als letzter Rest der embryonal vorhandenen und eingewachsenen Praepluma-Substanz erweist, deren Herkunft sich aber aus unseren Praeparaten nicht sicher feststellen lässt. Bis zum Abschluss der 2. Woche sind die Plumae in den meisten Gebieten geöffnet und bilden nun einen dichten Dunenpelz zwischen den Konturfederkeimen (s. Taf. 3,

Fig. 21). Ihr Wachstum schreitet weiter bis zur 5. Woche und setzt dann aus.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse für reduzierte Anlagen der

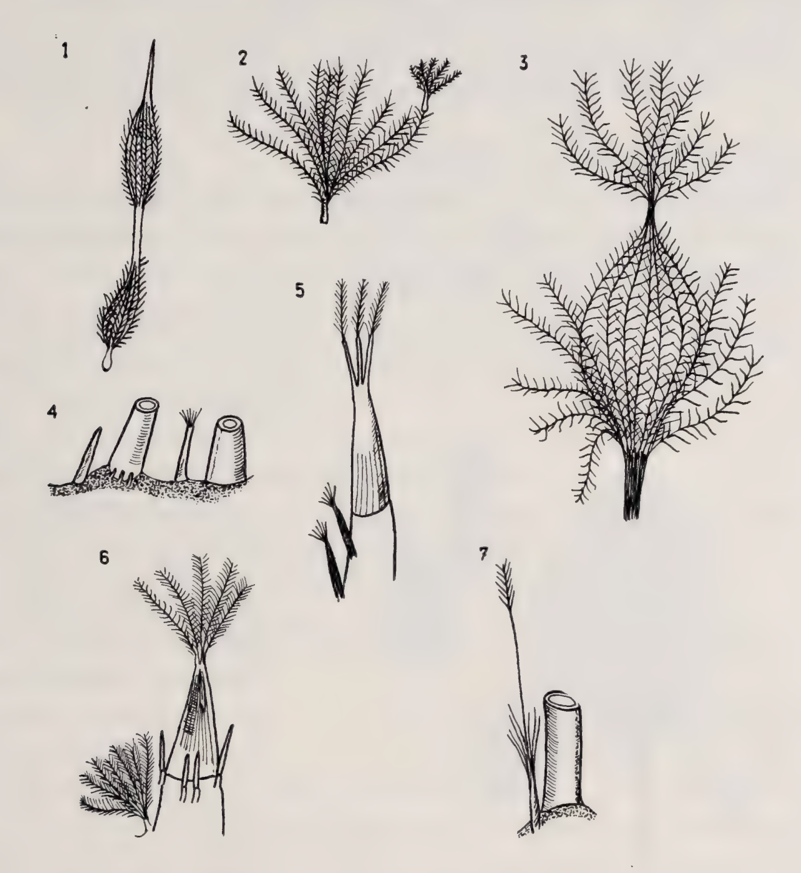


Fig. 34. — Postembryonalpterylose von *Larus ridibundus* L. Die Entwicklung der 3 Federfolgen.

1. 2. Folge, 1. Postembryonaltag.
2. 2. Folge, 11. Postembryonaltag.
3. 2. Folge, 12. Postembryonaltag.
4. Die 3 Federfolgen am 12. Postembryonaltag, Flügel.
5. 1. und 2. Folge am 12. Postembryonaltag, Handfläche.
6. Die 3 Federfolgen am 12. Postembryonaltag im Brustzentrum.
7. Fadenfeder, 29. Postembryonaltag, Rückenfläche.

2. Folge bei *Larus*. Die einzelnen Plumae sind bloss durchschnittlich etwas grösser und in einzelnen Hautpartien dichter gelagert (Brustzentrum).

In beiden Fällen entspricht aber die Zahl und Lage der scheinbar neu auftretenden Plumae durchaus der Zahl und Lage der embryonal eingewachsenen Praeplumae, und es spricht nichts gegen die Annahme, dass sie alle aus den gleichen Follikeln der eingewachsenen Praeplumae herauswachsen, insbesondere wenn man das Auftreten der eigentümlichen Pfropfenbildungen (s. Fig. 35, 1) berücksichtigt.

3. *Entwicklung der 3. Federfolge.*

Die Entwicklung der 3. Federfolge gestaltet sich für die Lariden in den Hauptzügen ähnlich wie für *Vanellus.* Der Einwachsprozess in den späten Embryonalphasen führt auch in dieser Gruppe zu einem späten postembryonalen Wiederauswachsen.

Erst am 9. Tag treten die frühesten, schwachen Vorstülpungen der Follikelwandungen auf dem Flügel und im Schulterzentrum erneut hervor (s. Fig. 34, 4 und 35, 2). Es lässt sich aber an Hand von mikroskopischen Praeparaten nachweisen, dass die Anlagen im Innern des Follikels schon am Anfang der Postembryonalperiode bereit liegen, sodass auch hier der Zusammenhang mit den Embryonalstadien nachgewiesen werden kann.

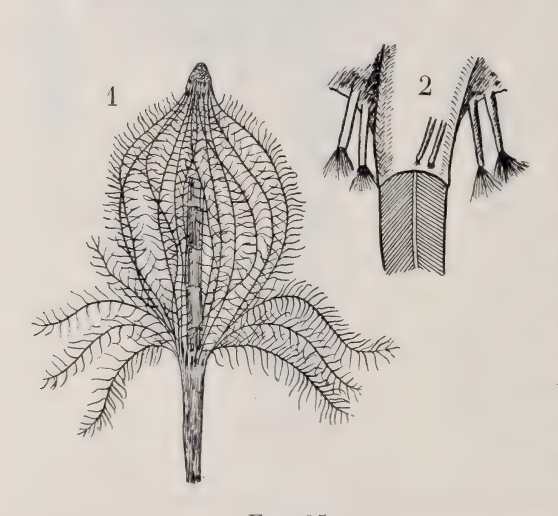


Fig. 35.
Postembryonalpterylose von *Sterna hirundo* L.
Entwicklung der 2. Federfolge:
1. Schulterzone, 9. Postembryonaltag, Pluma ohne Praepluma.
2. Handfläche, 10. Postembryonaltag.

Die Papillen sind noch geschlossen und liegen grösstenteils flach der Follikelwand an (s. Fig. 35, 2). Bis zum Ende der 2. Woche sind sie stark ausgewachsen und auch meist entfaltet, wobei eine entsprechende Dunenbasis frei wird, wie wir sie schon bei *Gallus* und *Vanellus* gefunden haben; ihr Ausmass ist allerdings beträchtlich geringer als bei den eben genannten Formen.

Die Zahlenverhältnisse der Anlagen der 3. Folge stimmen weitgehend mit denjenigen der Embryonalstadien überein.

Am Ende der 3. Woche sind in den meisten Hautbezirken neben immer noch geschlossenen Anlagen der 3. Folge auch voll entfaltete Fadenfedern als Vertreter der weiter entwickelten 3. Folge nachweisbar. Ihre Basalbüschel sind noch erhalten.

Mit 28 Tagen dagegen sind die basalen Büschel nur noch spärlich vertreten (s. Fig. 34, 7), bei den meisten Fadenfedern aber abgefallen. Die stärkste Entwicklung zeigt sich im Schulterzentrum, die Länge der Fadenfedern erreicht dort bis zu 2 cm *(Larus)*, in der Kopfregion entspricht sie der Länge der dort vorhandenen Konturfedern *(Sterna)*.

Nach Ablauf der 5. Woche sind diese Fadenfedern auf der Flügelfläche weitgehend reduziert an Zahl, eine Tatsache, die wohl durch die starken Flügelbewegungen in dieser Zeit erklärt werden mag; denn in den übrigen Hautbezirken, vor allem im Rückengebiet sind sie noch unverändert anzutreffen. Das mag wohl auch der Grund gewesen sein zu der ungenauen Angabe de Meijère's (1895), der für *Sterna* (adult) nur für die Spinalflur solche Fadenfedern angibt. Noch mit 66 Tagen nach Schlüpfen konnten wir aber bei zahlreichen Handschwingen und erst recht in allen übrigen Partien der federbedeckten Haut Fadenfedern in sehr starker Ausbildung antreffen.

* * *

Die Lariden zeigen nach diesen angegebenen Beobachtungen in der Succession der 3 Federfolgen keine prinzipiellen Abweichungen von den Verhältnissen, die wir bei *Vanellus* finden. Die Ausbildung der Plumae ist verschieden für Federindividuen mit embryonaler Reduktion gegenüber solchen ohne diese Reduktion. Die Fadenfedern zeigen eine für diese Folge typische Entwicklung.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Die im vorangegangenen Hauptteil gegebene, ausführliche Darstellung der Embryonalpterylosen einiger Alectoromorphen verfolgt in erster Linie das Ziel, Tatsachenmaterial zusammenzutragen, das in den bisherigen Arbeiten, die sich mit ähnlichen Fragen beschäftigten, nicht in genügendem Masse zu finden ist. Entweder handelt es sich dabei um Arbeiten, die sich bloss um ein Teilproblem der ganzen Federausbildung kümmerten, oder es waren solche, die sich hauptsächlich mit der Frage der phylogenetischen Ableitung der Feder von der Reptilienschuppe befassten, wobei man sich vor allem der histologischen Methode bediente. In diese Kategorie von Arbeiten sind alle jene einzureihen, die sich mit der Entstehung und Ausbildung der Einzelfeder beschäftigten (Davies, Klee, Kerbert, Maurer, Pernitza, Schaub, Studer, Wohlauer, etc.). In diesen klassischen Arbeiten über Federbildung finden sich selbstverständlich auch immer zahlreiche Angaben über die Verteilung der ersten Anlagen auf der Haut des Embryos; es werden aber keine besonderen Schlüsse aus diesen Beobachtungen gezogen, sondern diese Hinweise dienen nur der Orientierung. Es kann sich daher für uns nicht darum handeln, nach diesen sehr zahlreichen Arbeiten alle bisherigen Mitteilungen über embryonale Pterylosen zusammenzustellen. Hingegen müssen wir auf einige z. T. neuere Angaben hinweisen, die aus ganz anderen Problemstellungen heraus solche Embryonalpterylosen etwas ausführlicher dargestellt haben.

N. Nassonow (1895) gibt eine kurze Darstellung (nur wenige Stadien) der Embryonalpterylose des Strausses, in der er aber von den frühesten Stadien an die Rain- und Flurenbezeichnungen der adulten Pterylose zur Nomenklatur heranzieht.

E. Wohlauer (1901) schildert die Entwicklung des Embryonalgefieders und dessen Anordnung bei *Eudyptes chrysocome*, wobei er feststellt, dass eine vollkommen gleichmässige Bedeckung des Pinguinembryos mit Anlagen (nur Bauchmittelrain vorhanden) vorliegt. Die Befiederung der Pinguine soll danach nur aus Kon-

turfedern bestehen. Der Autor sieht im Erstlingsgefieder ein Bild der Urbefiederung, während die definitiven Federn (Konturfedern) eine sekundäre Anpassung darstellen sollen.

A. LAMONT (1925) gibt in der Beschreibung des Embryonalgefieders der Ente eine erste ausführliche Darstellung der 3. Federfolgen, die als Praepennae, Praeplumulae und Filoplumae bezeichnet werden, ohne dass allerdings besonderer Wert auf die Darstellung der Ausbreitungsverhältnisse gelegt wird. Wir haben es bei der Ente mit einem Fall zu tun, bei dem die 1. und 2. Folge bis zum Schlüpfen gleiche Länge erreichen. Aus den Angaben könnte sogar auf das Vorhandensein von 2. Folge *a* und *b* geschlossen werden. Diese zwar kurzen, aber recht genauen Angaben stellen die erste Behandlung einer embryonalen Pterylose nach derjenigen Methode dar, die wir in der vorliegenden Arbeit konsequent verwendet haben, wobei LAMONT allerdings rein beschreibend das Vorhandensein von 3 verschiedenen Anlagentypen feststellt. Eine Zusammenfassung der Einzelfedern zu Federfolgen wird nicht durchgeführt.

C. W. PARSONS (1934) macht einige kurze Angaben über die Pterylose von *Aptenodytes forsteri* und von *Pygoscelis adéliae.*

A. HOLMES (1935), deren Arbeit über die embryonalen Symmetrieverhältnisse wir noch ausführlicher berücksichtigen werden, gibt eine Beschreibung der Embryonalpterylose von *Gallus* auf den frühesten Stadien, um die Symmetriezentren der Federbezirke festzulegen. Ihre Angaben beziehen sich nur auf die 1. Federfolge, geben also kein vollständiges Bild der embryonalen Pterylose.

H. STEINER (1936) beschreibt die Anlagenverteilung bei einem Emu-Embryo, vor allem im Schwanzzentrum.

E. GOESSLER (1937) gibt eine interessante Übersicht über das Auftreten von Wirbelbildungen der Federanordnung bei erwachsenen Vögeln. Sie geht nur mit einer ganz kurzen Bemerkung auf die embryonale Entstehung dieser Wirbelbildungen ein. Gerade bei derartig spezialisierten Anordnungsverhältnissen scheint mir eine Berücksichtigung ihrer embryonalen Bildungsweisen sehr nötig und aufschlussreich zu sein.

Allen diesen Arbeiten ist die eine Eigenschaft gemeinsam, dass sie sich entweder mit der blossen Beschreibung der Verteilungsverhältnisse auf einzelnen wenigen Stadien begnügen, oder

dass sie andererseits die embryonalen Verhältnisse viel zu frühzeitig denjenigen des adulten Federkleides gleichsetzen, wodurch die wichtigen embryonalen Veränderungen der Anlagenverteilung nicht zur Darstellung gelangen können.

Der erste Versuch, die ganze Anlagenverteilung als eine bewegliche, nicht schon in frühen Embryonalstadien als Endzustand aufzufassende Erscheinung zu werten, wurde in unserer früheren Arbeit (A. Portmann und A. Gerber, 1935) über die embryonale Entwicklung des Gefieders bei *Podiceps cristatus* durchgeführt. Dort wurden auch die Begriffe der Anlagenzentren und -felder eingeführt, die wir in den vorliegenden Einzeldarstellungen konsequent benützt haben. Es ist wohl von einigem Interesse, die Ergebnisse dieser Auffassung, vor allem auch soweit sie für die Auswertung in phylogenetischer Beziehung eventuell verwendet werden können, etwas ausführlicher zu besprechen. Gleichzeitig möchten wir auf die ebenfalls neu eingeführten Begriffe der 3 Federfolgen, d. h. auf deren Succession etwas näher eingehen.

A. **Ausbreitungsgesetze in den Anlagenzentren und Succession der drei Federfolgen.**

Schon in der oben erwähnten Arbeit über die Verhältnisse bei *Podiceps* wurden die beiden Begriffe des Anlagenzentrums und des Anlagenfeldes eingeführt. Den ersten definierten wir als bestimmten Federbildungsbezirk, der in der Entwicklung vorauseilt, während der zweite eine ausgedehnte Zone, in der sich die Federanlagen gleichmässig entwickeln, darstellen soll. Nun zeigt sich aus den Darlegungen unseres Hauptteils, dass mit dem Begriff Zentrum gleichzeitig noch weitere Tatsachen mitberücksichtigt werden können:

1. Ein solches Zentrum ist gleichzeitig eine Hautstelle, die im Mittelpunkt der Anlagen ausbreitung liegt, von der — mit anderen Worten — die Anlagenneubildung peripher ausstrahlend fortschreitet und an die sich dementsprechend bis zu einem bestimmten Embryonalzeitpunkt stets neue Anlagenreihen anschliessen und so die Anlagenzahl vermehren.

2. Diese Ausbreitungsgesetze innerhalb eines bestimmten Zentrums beziehen sich nicht nur auf die erste Federfolge,

sondern auch — mit geringfügigen Veränderungen — auf die 2. und 3. Federfolge.

3. Das Zentrum ist zudem ein Hautbezirk, der den sämtlichen ihm untergeordneten Einzelanlagen sowohl nach Grösse und Lage, als auch nach ihrer morphologischen Ausgestaltung seinen Stempel aufdrückt.

4. Ein Anlagenzentrum ist ausserdem eine Hautzone von genau bestimmtem Symmetrietypus, der schon ausserordentlich früh embryonal festgelegt wird. Die Symmetrieachsen der Zentren sind, wie aus den Untersuchungen von A. Holmes (1935) hervorgeht, mit den ersten Anlagenreihen des Zentrums übereinstimmend.

Mit Hilfe dieser näheren Bestimmung des Zentrenbegriffes gelangen wir zur Ansicht, dass es sich bei einem solchen Zentrum um eine Einheit höherer Ordnung innerhalb der embryonalen Hautbezirke handelt, der als Einheiten kleineren Ausmasses die einzelnen Federanlagentypen untergeordnet sind.

Beim Anlagenfeld machen wir andererseits die Beobachtung, dass neben der Gleichartigkeit der Anlagenausbildung auch eine mehr oder weniger genaue Gleichzeitigkeit ihres Auftretens anzugeben ist.

Berücksichtigen wir diese Befunde, so muss es uns ohne weiteres als Selbstverständlichkeit erscheinen, dass es vollkommen sinnlos ist, die adulte Pterylose irgend eines Vogels direkt auf die frühen embryonalen Verhältnisse zurückführen zu wollen, zum mindesten, wenn die dazu verwendeten Embryonalstadien zeitlich vor den Abschluss dieser Ausbreitungsvorgänge zu liegen kommen. Man ist daher ebenso wenig berechtigt, die gleichen Bezeichnungen, die für die Pterylose des Erwachsenen gebraucht werden (Raine und Fluren), auch für die embryonalen Verhältnisse zu verwenden. Wir betrachten es als einen Vorteil, der unnötigen Verwechslungen vorbeugen kann, wenn wir in unseren speziellen Angaben die Bezeichnungen Zentren und Felder benützt haben.

Aus ähnlichen Erwägungen sah sich Schaub (1907) gezwungen, für die postembryonale Pterylose der Ardeidennestlinge neue Bezeichnungen einzuführen, die allerdings für die embryonalen Verhältnisse zu wenig zutreffend sind.

Mit dieser einen Ausnahme zeigten die meisten früheren Arbeiten

gerade diesen prinzipiellen Fehler, die adulte Pterylose auf beliebig ausgewählte Stadien des Embryonallebens zurückführen zu wollen. Das kommt einer Nichtbeachtung der „Bewegungsvorgänge", die sich im Zusammenhang mit der embryonalen Anlagenausbreitung abspielen, gleich. Ebensowenig war es bei einer derartigen Untersuchungsmethode möglich, die früheste Anlage der einzelnen Federbezirke als etwas besonderes, nicht direkt mit der adulten Pterylose vergleichbares, zu bewerten, da man zum vorn herein auf eben diese adulte Pterylose Bezug nahm. Vor allem in dieser Frühpterylose aber treten sehr beachtenswerte Tatsachen in Erscheinung, auf die wir bei den einzelnen Arten schon hingewiesen haben, die wir aber hier nochmals zusammenfassend auswerten wollen.

Die Galli, als Vertreter der 1. Ontogenesenstufe nach Portmann mit frühzeitig erreichter Flugfähigkeit, sind charakterisiert durch ein relativ frühes embryonales Auftreten der ersten Federanlagen, die sich verhältnismässig langsam über den Körper ausbreiten. Die einzelnen unterschiedenen Zentren treten nicht gleichzeitig, sondern nacheinander auf und benötigen für ihre Ausgestaltung längere Zeit als bei den höher entwickelten Formen. Es können (selbst für die Ventralfläche) nur Zentren der Anlagenverteilung unterschieden werden; Anlagenfelder sind keine zu treffen. Die meisten dieser Zentren zeigen einen einfachen, ungeteilten Ursprung (Scheitel und H.R.Z.) und eine ebenfalls einfache, geometrische Reihenanordnung, die sich (z.B. im H.R.Z.) erst auf späteren Embryonalstadien durch Neuentstehung eines „Dorsalmittelrains" verändert.

Vanellus, als Vertreter der Charadriidae und der 2. Ontogenesenstufe mit verzögerter Flugfähigkeit und dichtem Nestlingskleid zeigt in seiner Embryonalpterylose die Tendenz zu einer Aufspaltung der bei *Gallus* getroffenen Zentren in Teilzentren, oder zu gespaltener erster Anlage der Zentren überhaupt (H.R.Z. mit von Anfang an vorhandenem „Mittelrain", Scheitelzentrum) und zu einer teilweisen Abweichung von der regulär-geometrischen Anordnung der Anlagenreihen (Schwanzzentrum). Die Ausbildung eines Anlagen f e l d e s auf der Bauchfläche weicht vielleicht am stärksten von den Verhältnissen bei *Gallus* ab und scheint mit der Steigerung der Dunenbesetzung bei den Vertretern der 2. Ontogenesenstufe zusammenzuhängen. Im Gesamten zeigen also die

Vorgänge der Federbildung bei *Vanellus* das Bild einer Differenzierung und Spezialisierung der bei *Gallus* getroffenen Verhältnisse.

Eine weitere Spezialisierung der Pterylose gegenüber *Vanellus* finden wir bei den Lariden, bei denen wir (s. Vergleich *Larus-Sterna)* in Bezug auf die erste Federfolge vollkommen übereinstimmende Verhältnisse vorfinden. Die genannte Spezialisierung findet ihren Ausdruck vor allem in einer weiteren Aufspaltung zu Teilzentren im Scheitelzentrum.

Innerhalb dieser ausgewählten Vertreter der Alectoromorphen liesse sich also mit Leichtigkeit eine Reihe mit zunehmender Spezialisierung in der Entwicklung der Pterylose (1. Federfolge) von den Galli über die Charadriidae zu den Laridae aufstellen. Die entsprechende Linie wird sich auch bei der 2. Federfolge nachweisen lassen.

Etwas abseits von dieser Reihe möchten wir die Pterylose von *Fulica* einordnen. Wohl schliesst sie sich in mancher Beziehung eng an die Galli an (Einheitlichkeit der Rückenzentren, frühes Auftreten der Federanlagen überhaupt); andererseits aber dokumentiert sie durch die weitgehende Differenzierung der Anlagen der 1. Federfolge in schneller auswachsende und zurückbleibende eine Entwicklungsrichtung, die keinerlei Anklänge an die Galli–Limicolae–Lari-Reihe aufweist. Auch in der Ausgestaltung der auffälligen Kölbchenfedern innerhalb der 1. Folge zeigen sich ganz spezielle Vorgänge der Federbildung an, die wir nach Portmann als transitorische Bildungen bezeichnen können (vergl. Portmann, 1938).

Dieser Vergleich bezieht sich vorerst nur auf die erste Federfolge, auf die Praepennae, die in ihrer Gesamtheit innerhalb der embryonalen Federbildungsvorgänge eine Einheit darstellen. So mannigfaltig auch die zukünftigen Funktionen der nachfolgenden Federn sein mögen, innerhalb der embryonalen Wachstumsvorgänge verhalten sich ihre Anlagen einheitlich. Um diese Tatsache besonders hervorzuheben, führten wir den Begriff der Federfolge ein, nicht um zu den bereits vorhandenen Bezeichnungen von Praepenna, Neoptil, etc. noch eine neue für die Benennung der Einzelfeder hinzuzufügen, sondern um die Zusammengehörigkeit bestimmter Einzelanlagen zu einer Einheit höherer Ordnung, eben der Federfolge hervorzuheben. Dadurch wird auch eine Verwechs-

lungsmöglichkeit mit dem Begriff der Federgeneration ausgeschaltet, einem Ausdruck, der eine Gruppe von Federindividuen zusammenfasst, die von der nächstfolgenden durch einen Mauservorgang abgetrennt wird.

Mit ganz besonderem Nachdruck möchten wir bei dieser Gelegenheit gerade auch auf die grosse Gleichartigkeit und Konstanz im Verhalten dieser 1. Federfolge innerhalb der untersuchten Gruppen hinweisen, die kaum wesentlich beeinträchtigt wird durch die immerhin nur minimale, gesteigerte Spezialisierung innerhalb der angegebenen Reihe.

Für die 2. Federfolge lässt sich genau die gleiche Definition anführen wie für die 1. Auch hier handelt es sich um eine Folge von Federindividuen gleicher morphologischer Ausbildung, gleichen embryonalen Verhaltens und gleichen Schicksals, die sich über die Hautfläche des Embryos ausdehnt. Betrachten wir nun diese 2. Federfolge etwas eingehender und vergleichend bei den besprochenen Formen, so gelangen wir zur Feststellung, dass deren Ausbreitung über die embryonalen Hautbezirke ebenfalls zentrenmässig vor sich geht. Die Ausbreitungszentren sind z.T. in grossen Zügen dieselben wie diejenigen der 1. Federfolge; die Ausbreitung selbst läuft aber zeitlich beschleunigt ab, und die Ausbreitungsrichtung ist im Grossen und Ganzen (s. Fig. 24*c*) zu derjenigen der 1. Folge orthogonal verlaufend. Es bestätigt sich aus der ganzen Verteilung ihrer Anlagen, dass wir auch diese 2. Federfolge als Einheit zu bewerten haben. In der Ausgestaltung der Einzelbezirke allerdings zeigt sich innerhalb der untersuchten Formenreihe eine grössere Variabilität als bei der 1. Federfolge:

Die Galli beschränken die Ausbreitung der 2. Federfolge auf Flügel, Schwanz, Halsseite und Brustmitte und begünstigen damit in auffallender Weise diejenigen Körperbezirke, die einerseits schwache Bedeckung mit Praepennae (Raingebiete) oder andererseits einen Zusammenhang mit der frühen Flugfähigkeit der Galli aufweisen. Man gewinnt den Eindruck einer noch nicht vollständig durchgeführten Überdeckung der gesamten Federbezirke mit 2. Folge.

Bei *Vanellus* dagegen sind die sämtlichen Anlagenbezirke mit 2. Federfolge ausgestattet, wir finden sogar eine Maximalzahl von Anlagen, die durch eine doppelte Versorgung (2. Folge *a* und *b*) mit Anlagen erreicht wird.

Die Lariden zeigen wohl eine anfänglich vollständige Überdekkung der Zentren mit 2. Folge; diese Vollständigkeit wird aber bei *Larus* nur bei den grossen Hauptzentren (B.Z., H.R.Z., Schenkel etc.) und bei *Sterna* nur beim Schenkelzentrum bis zu einer Versorgung mit 2. Folge *a* und *b*, d.h. bis zur maximalen Besetzung von *Vanellus* gesteigert. In den übrigen Zentren setzt eine frühzeitige Reduktion der Anlagen ein, die bei *Sterna* bis zum fast vollständigen Einwachsen der 2. Folge führt. Die Lariden erweisen sich also gegenüber den Limicolen als spezialisiertere Formen, sowohl durch die Verhältnisse der 1. als auch vor allem der 2. Federfolge. Die Sterninae aber sind innerhalb der Laridae in dieser Spezialisierung besonders weit geschritten und — was auch aus zahlreichen anderen morphologischen und biologischen Tatsachen hervorgeht — höher evoluiert.

Die Rallen schliesslich zeigen in der Ausbildung ihrer 2. Federfolge einen mittleren Fall insofern, als die Verteilung ähnlich abläuft wie bei *Vanellus*, als aber auch hier schon Reduktionsvorgänge, in allerdings geringerem Masse als bei den Lariden, zu beobachten sind.

Aus diesem Vergleich lässt sich auch für die 2. Federfolge eine entsprechende, ordnende Reihe ableiten wie für die erste, die von den Galli über die Charadriidae zu den Lariden hinweist; unter den letzteren treten die Sterninae als die höher entwickelten hervor.

Diese Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse aus den Beobachtungen der 2. Folge zeigt nun ganz besonders deutlich eine sehr viel grössere Variabilität im embryonalen Verhalten dieser 2. Federfolge als wir sie bei der 1. Federfolge trafen (Galli: unvollständige Besetzung, *Vanellus:* volle Besetzung, Laridae und *Fulica:* Reduktion). Dies ist umso überraschender, als wir es bei den sämtlichen Vertretern dieser 2. Folge mit Vorläufern derselben Federart, der definitiven Plumae, zu tun haben (s. Postembryonalpterylosen). Eine Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Folge lässt sich nur für die Frühstadien ihres Auftretens nachweisen. Die Praeplumae können nämlich erst dann auftreten, wenn die Anlagen der 1. Folge eine bestimmte minimale Entwicklungsstufe erreicht haben. Dies geht speziell aus den Messungen bei den *Sterna*- und *Larus*-Embryonen deutlich hervor.

Diese Messungen dokumentieren eine Abhängigkeit des Erscheinens der 2. Folge von den Hautwachstumsverhältnissen in den

Anlagenzentren der 1. Folge. Aus den gegebenen Kurvendarstellungen der Längenänderung liesse sich für das einzelne Anlagenzentrum bei entsprechender Vereinfachung der Verhältnisse das untenstehende Schema ableiten (s. Fig. 36):

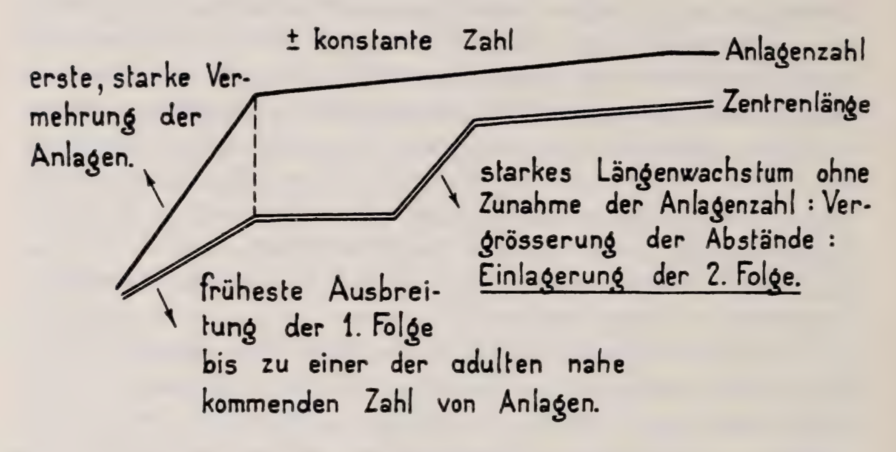


Fig. 36.

Eine erste starke Ausbreitung der Anlagen vermehrt in kurzer Zeit die Papillen der 1. Folge bis zu einer Zahl, die der endgültigen relativ nahe kommt. Für kurze Zeit tritt eine Abschwächung in der Zentrenvergrösserung ein, auf welche wieder ein rasches Ansteigen der Wachstumskurve folgt; die relative Ausbreitung des Zentrums über den Körper hinweg macht allerdings keine starken Fortschritte mehr (s. Anlagenzahl); hingegen vergrössern sich die Anlagenabstände, wodurch der nötige Raum für die Einlagerung der 2. Folge frei wird.

Diese Abhängigkeit der frühen Entwicklungsstadien der 2. Folge von der Entwicklungsstufe der 1. Folge ist aber, soweit feststellbar, die einzige. Im übrigen ist sowohl für die Ausgestaltung als auch für die Verteilung der Anlagen eine weitgehende Unabhängigkeit zu beobachten.

Dies steht in scharfem Gegensatz zur Entwicklung und Ausbreitung der 3. Federfolge, deren Vertreter durch die Untersuchungen der Postembryonalpterylosen als Vorläufer der Fadenfedern (Filoplumae) erkannt werden konnten.

Diese Fadenfedern, deren Gesamtheit wir als 3. Federfolge für die einzelnen Formen in ihrer äusseren Entwicklung ausführlich geschildert haben, sind schon im System der Pterylographie von

Nitzsch (1840) als eine wohl bei allen Vögeln vorkommende, mit den Konturfedern in enger Verbindung stehende Federart erwähnt.

De Meijère (1895) befasste sich ausführlich mit diesen Federn und versuchte, sie nach ihrer phylogenetischen Wertigkeit zu beurteilen. Er führte das aber auf Grund relativ weniger Beobachtungen durch, sodass seine Schlüsse nicht überzeugend sind. Er weist darauf hin, dass diese Federn mit den Konturfedern in Gruppen zusammen vorkommen, die er mit den Haargruppen bei Säugern vergleicht.

Eine grössere Arbeit von Fehringer (1912) bietet ein reiches Tatsachenmaterial aus den verschiedensten Vogelgruppen, das sich aber ganz auf den adulten Zustand beschränkt. Die Beobachtung der Anordnungs- und Symmetrieverhältnisse der Federn führt Fehringer zur Feststellung, dass ein weitgehender Zusammenhang besteht zwischen der Richtung einer Konturfeder und der Stellung der dazu gehörenden Fadenfedern, eine Tatsache, die wir mit unseren Beobachtungen aus der Embryonalperiode durchaus bestätigen können. In vorsichtiger Weise verzichtet Fehringer darauf, allzu weitgehende Schlüsse aus seinen Beobachtungen zu ziehen, da über die Entwicklungsgeschichte der Fadenfedern in der Literatur nichts zu finden sei und da andrerseits über den Wechsel dieser Federn noch nichts bekannt sei.

Ausser den genannten Literaturangaben finden sich keine zusammenfassenden Darstellungen über die Fadenfedern, und es scheint mir daher lohnend, unsere Angaben über die ontogenetische Entwicklung der Fadenfedern nach einigen Gesichtspunkten hin zusammenzufassen. Auch daraus werden sich noch keine bindenden Schlüsse für die morphologische und evolutive Bewertung dieser Federn ziehen lassen, da vor allem keine histologischen Angaben über ihre Entwicklung gemacht werden können. Es ergibt sich aber daraus zum mindesten ein Bild der äusseren morphologischen Entwicklung dieser Federart während der embryonalen und postembryonalen Periode.

Für die beschriebenen Formen stellen wir das erste Auftreten der Fadenfederanlagen (3. Folge) um die Mitte der Brutzeit (*Gallus:* 13. Bruttag, *Vanellus* und *Fulica:* 15. Tag, *Sterna:* 13. Tag und *Larus:* 15. Tag) in Form von schwachen Vorwölbungen des Follikelrandes der zugehörigen Konturfedern fest. Dadurch ist die Angabe de Meijère's, dass im Erstlingsgefieder noch

keine Spur von Fadenfedern aufzufinden sei, widerlegt. Die Ausbreitung über den Körper geht von ganz bestimmten Zentren (ähnlich wie bei den beiden anderen Federfolgen) aus.

Diese zentrenmässige Verteilung der Einzelanlagen lässt sich allerdings in den späten Embryonalphasen nicht immer bis zur vollständigen Ausbreitung über den ganzen Körper verfolgen, da diese 3. Folge z. T. schon wieder in den Follikel einwächst, bevor alle Federbezirke mit ihren Anlagen ausgestattet sind. Im Gegensatz zur 2. zeigt die 3. Federfolge in ihrer Entwicklung eine ganz besonders weitgehende Abhängigkeit von der 1. Folge. Wir konnten beobachten, dass der Zeitpunkt ihres embryonalen Auftretens von der morphologischen Ausgestaltung der Praepennae abhängig ist (Follikelwulstausbildung). Ihre Symmetrie- und Anordnungsverhältnisse (vergl. nächstes Kapitel) lassen sich in ihrer Festlegung sogar bis auf die frühesten Embryonalstadien der 1. Folge zurückführen und bleiben bis zum adulten Zustand ungefähr dieselben (vergl. für *Gallus* A. Holmes, 1935). Auch die Fadenfedern des adulten Federkleides stehen in einer auffällig engen Verbindung mit den zugehörigen Konturfedern und richten sich in ihrer Stellung peinlich genau nach der Stellung dieser Konturfedern (Fehringer, 1912).

Dazu kommt die grosse Einheitlichkeit ihrer Entwicklung bei allen untersuchten Formen, die durch die kleinen Verschiedenheiten in der Zeit ihres Auftretens und ihres Wiedereinwachsens in die Haut nicht eigentlich beeinträchtigt wird. Auch dieser Prozess des Einwachsens in die Haut ist schliesslich nur verständlich, wenn man diesen engen Zusammenhang der beiden Federfolgen berücksichtigt. Durch die Einsenkung der Follikel der 1. Folge gegen das Ende der Brutzeit werden auch die meisten Fadenfederanlagen eingesenkt und sind postembryonal erst von der 2. Woche an wieder sichtbar (s. ausführliche Darstellung bei *Vanellus*). Zu dieser Zeit wachsen sie aus den Konturfederfollikeln heraus und verschieben ihre eigenen Follikel zumeist auf den äussersten Rand derselben. Anschliessend öffnen sich ihre Federscheiden und lassen ein zunächst durchaus duniges Gebilde frei, das aber schon frühzeitig die eigentliche Fadenfeder mit ihrer Endverzweigung aus den basalen Dunenrami hervortreten lässt (vergl. vor allem *Gallus* postembryonal). In diesem Zustand erinnert diese Feder sehr viel eher an eine Dune als auf späteren

Stadien, eine Tatsache, die sicher in Zusammenhang steht mit der offenbaren Ausübung einer Wärmeschutzfunktion zu dieser entsprechenden Zeit (s. *Gallus*, p. 275). Dieser Zustand der Fadenfeder wird abgelöst durch einen nachfolgenden, bei welchem das basale Dunenbüschel nicht mehr festzustellen ist und der absolut der Form der endgültigen Fadenfeder entspricht, wie wir sie beim adulten Tier feststellen können.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung zur Entwicklung der 3. Folge, die sich ebenfalls als echte Federfolge, d. h. als Einheit erweist, ergibt sich vielleicht die Möglichkeit einer Anregung für künftige morphologische Deutungen dieser Federbildungen. Auf jeden Fall muss festgestellt werden, dass diese Fadenfedern genau wie die übrigen Federarten auch embryonal schon angedeutet sind, und dass zum Verständnis ihrer Bedeutung nicht allein der Endzustand betrachtet werden darf. Die mittlere Phase ihrer postembryonalen Entwicklung zeigt eine Ausgestaltung, die viel eher an eine Dune erinnert, als das bei einer adulten Fadenfeder der Fall ist, sodass wohl gerade diese Phase für die Wertung dieser Federgebilde die wichtigste ist.

Auf keinen Fall darf man, wie das de Meijère an Hand seiner Beobachtungen am adulten Zustand getan hat, die Fadenfedern einfach schlechtweg als rudimentäre Bildungen bezeichnen; denn diese erwachsene Form der Fadenfeder gibt gar nicht das vollständige Bild aller in Betracht fallenden Komplikationen ihrer morphologischen Gestaltung.

Für die grundsätzliche Bewertung der drei Federfolgen ergeben sich aus den zusammengestellten Tatsachen nach unserer Auffassung die folgenden Hauptpunkte:

1. Allgemeine Konstanz (innerhalb der untersuchten Gruppen) der Verhältnisse der 1. Federfolge.
2. Zweite Federfolge: Grosse Variabilität und geringe Abhängigkeit von den beiden anderen Federfolgen.
3. Dritte Federfolge: allgemeine Konstanz der Verhältnisse, starke Abhängigkeit von der 1. Federfolge (erstes Auftreten, Symmetrie und Anordnung).

Diese Feststellungen erhalten ein besonderes Interesse im Zusammenhang mit dem Problem der phylogenetischen Ableitung der Vogelfeder von der Schuppe der Reptilien.

Die Ergebnisse unserer Darstellung der Embryogenese des Federkleides, die wir in einigen Hauptpunkten zusammenfassen konnten, sind vielleicht geeignet, einen neuen Hinweis in diesem Fragenkomplex zu bieten. Wir betonen aber ausdrücklich, dass wir uns streng auf die Darstellung der ontogenetischen Verhältnisse der untersuchten recenten Formen stützen und dass wir vorläufig erst eine Vermutung über eine entsprechende phylogenetische Ableitungsmöglichkeit äussern möchten. Es liegt uns vor allem fern, aus den Beobachtungen der einzelnen Embryonalserien die ontogenetischen Entwicklungsstufen des Federkleides als eine Wiederholung der phylogenetischen Entwicklung der Federn auffassen zu wollen. Wir sind uns dessen bewusst, dass wir in dieser Frage mit einer groben und direkten Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes nicht zu einem befriedigenden Resultat gelangen können, da wir es beim embryonalen und postembryonalen Federkleid in erster Linie mit einer transitorischen Bildung (im Sinne Portmanns) zu tun haben. Es kann daher auch nicht die Aufgabe der vorliegenden Zusammenfassung sein, eine Pterylose des „Urvogels" aus den Feststellungen über die Embryonalpterylose abzuleiten.

In der Frage der Umwandlung Schuppe-Feder stehen sich, soweit sie sich überhaupt positiv zu einer solchen Ableitung einstellen, zur Zeit vor allem zwei Ansichten gegenüber. Die eine sagt aus, dass die Vogelfeder einer *ganzen* Reptilienschuppe homolog sei, während die zweite Auffassung die Vogelfeder nur aus einem *Teil* der Reptilienschuppe abzuleiten bestrebt ist. Diese letztere Ansicht ist vor allem von P. Blaszyk (1935) an Hand sehr genauer Untersuchungen der Schuppen- und Federverhältnisse im adulten Zustand verschiedener Vogelformen erst vor kurzem mit Nachdruck wieder vertreten worden. Er gelangt durch seine Beobachtungen dazu, für die Vogelhaut eine Bipotenz anzunehmen, die sich aus Faktoren für die Federbildung und aus Faktoren für die Schuppenbildung zusammensetzt, welch beide sich in eine feststehende Materialmenge zu teilen haben. Diese beiden Potenzen müssen in allen Hautpartien noch vorhanden sein und können bei Gelegenheit wieder in Erscheinung treten (distale Unterschenkelpartien zahlreicher Vögel). Mit dieser Festlegung lassen sich alle jene Fälle erklären, bei denen man auf Lauf- und anderen Schuppen, die mit Sicherheit als Einzel-

schuppen aufzufassen sind, Federrudimente beobachten kann. Aus der gleichen Festlegung muss Blaszyk aber andererseits durchaus folgerichtig die Unmöglichkeit der Umwandlung einer ganzen Schuppe in eine Feder ableiten, eine Umwandlung, die in den klassischen Ableitungen der Feder von der Schuppe oft vertreten wird. Es ist aber viel wahrscheinlicher, dass sich aus einer Feder-Schuppen-Einheit, wie wir nach den Feststellungen von Blaszyk die Hauteinheiten mit Feder- und Schuppenpotenzen nennen könnten, nicht nur eine Feder ableiten lässt, sondern dass man sich daraus mehrere, allerdings sehr eng zusammenhängende Federbildungen entstanden denken muss. Diese vorerst rein theoretische Forderung findet, wie mir scheint, in unseren Beobachtungen der embryonalen Verhältnisse des Federkleides eine starke Stütze.

Wie sich aus unserer ausführlichen Darstellung ergibt, lässt sich die embryonale Haut des Vogels unterteilen in Einheiten höherer Ordnung, die sog. Zentren der Federbildung. Diese Zentren sind gekennzeichnet durch genau festgelegte Symmetrieverhältnisse. Die Symmetrieachse jedes Zentrums entspricht der ersten Anlagenreihe der 1. Federfolge (A. Holmes, 1935). Diese scharf umschriebenen Zentren werden im Laufe der Embryonalentwicklung in bestimmter Reihenfolge mit den drei Federfolgen ausgestattet und zwar derart, dass sich diese Federfolgen in ihrer Ausbreitung und Verteilung den bereits festgelegten Symmetrieverhältnissen unterzuordnen haben. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit einer weiteren Unterteilung des Zentrums in Hautbezirke kleineren Ausmasses, die eine gesetzmässige Zahl und Lage einzelner Federn aus allen drei Federfolgen aufweisen. Wir führen für diese kleinsten Einheiten die Bezeichnung Federkomplex ein. Wir definieren sie als Hautbezirke, die als kleinste Federbildungseinheiten die folgenden Federanlagen umfassen (s. Fig. 37):

a) Eine Anlage (und nur eine) der 1. Federfolge;

b) Eine bis mehrere, zugehörige Anlagen der 3. Federfolge, die mit der Anlage der 1. Folge in sehr enger Verbindung stehen und sich den Symmetrieverhältnissen des entsprechenden Zentrums unterordnen;

c) Eine variable Zahl von Anlagen der 2. Federfolge, die weitgehend unabhängig sind von der 1. Federfolge.

Diese Federkomplexe können für die verschiedenen Zentren auch recht verschiedene Zusammensetzung nach der Anzahl ihrer Federindividuen aufweisen (s. Fig. 37). Selbst innerhalb eines einzelnen Anlagenzentrums brauchen sie nicht die gleiche Zahl von Anlagen aufzuweisen (s. Seitenwechselgebiete). Immer aber erweisen sie sich als Einheiten, die sich in ihrer Lage den Symmetrieverhältnissen des zugehörigen Zentrums vollkommen unterordnen, also wirklich eine Einheit darstellen. Diese Federkomplexe erinnern in mancher Hinsicht auch an gewisse Stellungsverhältnisse bei Säugerhaaren (z. B. Dreihaarstellungen).

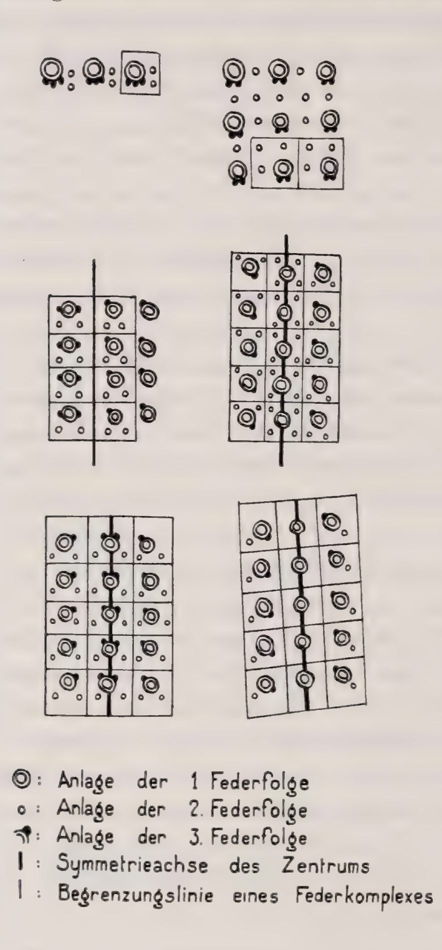


Fig. 37.
Beispiele von Federkomplexen.
Abgeleitet aus den beschriebenen Embryonalpterylosen.

Unsere Angaben könnten daher vielleicht auch aus diesem Grunde Gelegenheit bieten, auf das Problem der Ableitung Vogelfeder-Reptilienschuppe einzuwirken. Sie sind gewonnen aus der Beobachtung der ontogenetischen Verhältnisse verschiedener Vogelgruppen und beziehen sich demgemäss auf allgemeine Gesetzmässigkeiten der Federanordnung.

Wenn wir es versuchen, für die Ableitung der Vogelfeder von der Reptilienschuppe die nachfolgende Formulierung zu treffen, so sind wir uns wohl bewusst, dass es sich dabei bloss um eine rein hypothetische und vorläufige handeln kann.

Es besteht nach unserer Auffassung die Möglichkeit, einen ganzen Federkomplex (nach Definition) auf eine Reptilienschuppe zurückzuführen. Dabei muss aber zum vorn herein aus der zahlenmässigen Konstanz dieser Federkomplexe in ihrer ontogenetischen Verteilung über die Haut des Vogels auch auf eine zahlenmässige Schuppenkonstanz bei den für eine solche Ableitung in Betracht fallenden Reptilienformen geschlossen werden. Das läuft gleichzeitig auf die Forderung hinaus, für derartige Reptilienformen eine starke Beschränkung der Schuppenzahl überhaupt anzunehmen. Diese derart rückführbaren Federkomplexe wären gleichzeitig immer noch bipotente Hautstellen im Sinne von Blaszyk, die nach wie vor gewisse Schuppenpotenzen in sich schliessen könnten. Dadurch fänden die Beobachtungen von Blaszyk und seine Forderung der Bipotenz der Vogelhaut eine weitere Erklärung aus den Beobachtungen über die ontogenetische Entwicklung dieser Hautstellen.

Eine direkte, mehr oder weniger geradlinige und durch bestimmte Zwischenstufen theoretischer Art illustrierte Ableitung der Einzelfeder von der Reptilienschuppe zu geben, ist heute noch ein zu gewagtes Unternehmen, auf das wir uns nicht einlassen möchten.

B. **Rain-Flurenproblem, Symmetrie- und Achsenverhältnisse.**

Im letzten Abschnitt machten wir auf die Notwendigkeit der Einführung von neuen Bezeichnungen für die embryonalen Anlagenbezirke und auf die Unmöglichkeit der Verwendung der entsprechenden Bezeichnungen der adulten Pterylose aufmerksam. Es soll nun in einem besonderen Abschnitt auf diesen Fragenkomplex noch näher eingegangen werden.

Wie wir an Hand der Einzeldarstellungen erkennen konnten, entsprechen die embryonalen Anlagenbezirke der 1. Federfolge erst auf späten Stadien oder z. T. überhaupt nicht den Verhältnissen der erwachsenen Pterylose. Zu dieser Feststellung gelangt bereits S. Schaub (1907) durch seine Untersuchungen über die Pterylose der Ardeidennestlinge: „Angesichts des genauen Bildes des Federkleides erscheint es unmöglich, scharf umschriebene Abschnitte der Pterylose zu unterscheiden, da wohl bestimmte Stellen als Federfluren, andere wieder als Raine angesprochen werden können, hingegen eine genaue Grenze zwischen beiden sich nur in den

wenigsten Fällen ziehen lässt. Daraus erhellt aber die Unmöglichkeit, eine Einteilung in Fluren und Raine zum Ausgangspunkt der neuen Beschreibung zu machen" (p. 333). Genau die gleiche Schwierigkeit ergab sich für die embryonalen Verhältnisse.

Während nun aber SCHAUB für seine postembryonalen Untersuchungen als Ausgangspunkt der Pterylose ein „ursprünglich homogenes Federkleid mit geometrischer Anordnung der Elemente" annimmt, aus dem „einzelne Federgruppen stärker hervortraten und sich zu Konturfedern ausbildeten, während die übrigen Elemente das andere Extrem, die Dunen, lieferten" (p. 335), und danach den Differenzierungsgrad der Einzelfeder und den Grad der Geometrisierung als Einteilungsmerkmale für die Gliederung der Hautbezirke verwendet, können wir für die embryonalen Verhältnisse eine solche Einteilung nicht anwenden. Die Bezeichnung mit Zentren an Stelle von Fluren entspricht nach unserer Meinung besser der genetischen Betrachtungsweise, die wir durchgeführt haben. Sie umfasst zudem nicht nur die Pennae, sondern alle drei Federfolgen. Eine Schwierigkeit erhebt sich nur insofern, als wir auch für die zwischen oder innerhalb der Zentren übrigbleibenden, auf embryonalen Stadien auftretenden Lücken ebenfalls eine neue Bezeichnung einführen sollten; denn auch diese sind, wie wir im Laufe der Darstellung feststellen mussten, gewissen Veränderungen unterworfen (*Gallus:* „Mittelrain", *Vanellus:* „Mittelrain" und Scheitellücken, *Laridae:* wechselnde Grösse und Gestalt der verschiedenen Lücken im Scheitelzentrum). Wir möchten aber, um nicht allzu sehr von den gewohnten Bezeichnungen abzuweichen, uns damit begnügen, diese kleineren Unterschiede in der Ausbildung der Anlagenlücken gegenüber dem erwachsenen Zustand einfach durch Verwendung von Anführungszeichen (z. B. „Mittelrain") bei den entsprechenden Rainbezeichnungen hervorzuheben.

Aus den angegebenen Tatsachen geht auf jeden Fall mit Sicherheit das eine hervor, dass der Unterscheidung von Fluren und Rainen zum mindesten embryonal eine nicht mehr als oberflächlich ordnende Bedeutung zugemessen werden kann.

Ein zweiter Fragenkomplex, der mit diesem Rain-Flurenproblem in sehr engem Zusammenhang steht, bezieht sich auf die Symmetrieverhältnisse innerhalb der einzelnen Anlagenzentren. Jedes der angegebenen Zentren besitzt eine bestimmte Symmetrielinie, die weitgehend mit der Lage der ersten, auftretenden Federreihen

übereinstimmt. Auf diese Tatsache hat erstmals A. Holmes (1935) aufmerksam gemacht im Zusammenhang mit dem Versuch einer Erklärung der Symmetrieverhältnisse der adulten Federgestalt und des Federmusters. Sie gelangte zur Ansicht, dass der Ursprung der Symmetrie in der zuerst auftretenden Anlagenreihe der entsprechenden Federzone zu suchen sei. Diese ist einem Symmetriezentrum gleichzusetzen. Dadurch erhalten unsere Bezeichnungen der embryonalen Anlagenzentren einen nicht nur beschreibenden, sondern gleichzeitig auch wertenden Sinn, und es ergibt sich daraus nochmals eine neue Bestätigung für die allgemeine Verwendbarkeit dieses neu geschaffenen Begriffes. Aber nicht erst für die Entwicklung der adulten Feder, sondern schon innerhalb der embryonalen Veränderungen lassen sich die Auswirkungen dieser Symmetrieeinflüsse, wie wir bei der Untersuchung der 3. Federfolge bei *Gallus* fanden, feststellen (s. Definition der Federkomplexe und deren Symmetrieanordnung). Die dort festgelegten Symmetrielinien innerhalb der 3. Folge stimmen mit geringen Abweichungen genau überein mit den von A. Holmes aus den allerersten Anlagenreihen abgeleiteten und im adulten Federkleid z. T. wieder gefundenen Symmetriezentren. Die Richtung dieser Symmetrielinien läuft im allgemeinen der Körperachse parallel. Daraus zieht Holmes den Schluss, dass die Symmetrielinie in jedem Fall der zuerst auftretenden Anlagenreihe gleichzusetzen sei. Ich möchte demgegenüber weniger eine scharfe Linie, sondern eher eine schmale längsgerichtete Fläche als für die Symmetrieverhältnisse trennendes Gebiet (vergl. Seitenwechsel bei *Gallus*) annehmen, besonders für jene Zentren, in denen die ersten Anlagen nicht in einer Längsreihe, sondern vielmehr in einem breiteren Bereich miteinander auftreten. Vor allem die Verhältnisse im Kopfgebiet, die von A. Holmes nicht näher untersucht, sondern einfach als Fortsetzung des Nackengebietes gewertet wurden — was den Tatsachen nicht entspricht — sprechen für diese Annahme.

C. **Reduktionsvorgänge bei der 1. und 2. Folge.**

Neben den Verteilungs- und Symmetrieverhältnissen beanspruchen im Vergleich der beschriebenen Embryonalpterylosen vor allem auch die Reduktionserscheinungen der 1. und 2. Federfolge ein besonderes Interesse.

Die 1. Federfolge zeigt im allgemeinen bei den dargestellten Formen eine starke Übereinstimmung in ihrer Verteilung und in der Entwicklung ihrer Einzelanlagen. Und doch sind auch hier schon bei genauerem Vergleich Unterschiede zu beobachten, die, wenn sie in einen weiteren Zusammenhang hineingestellt werden, eine erhöhte Bedeutung erlangen können. Wir denken an unsere Angaben bei *Fulica atra*, die eine Differenzierung der Anlagen 1. Folge (vor allem im R.Z., B.Z. und Sch.Z.) in verschieden stark wachsende Anlagentypen nachweisen. Diese Differenzierung gleicht sich zwar später wieder aus. Eine ähnliche Differenzierung zeigt sich aber bei höher evoluierten Nesthockern (z. B. Star, Krähe) in viel extremerem Ausmasse, eine Angabe, die ich einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von Herrn Prof. A. Portmann entnehme, die mir im Manuskript zur Einsicht überlassen wurde. Wir werden am Schluss dieses Abschnittes noch ausführlicher auf diese Arbeit eingehen.

So liegt es nahe, bei *Fulica* erste Andeutungen einer derartigen Anlagendifferenzierung zu vermuten.

Eine entsprechende, allerdings sehr viel stärker wirksame Tendenz macht sich bei der 2. Federfolge geltend.

Bei den Galli, bei denen wir eine unvollständige Ausbildung der 2. Federfolge mit entsprechender Beschränkung auf bestimmte Hautbezirke (Flügel, Schwanz, Halsseite und Brustmitte) vorfinden, möchten wir die Vermutung aussprechen, es handle sich nicht um eine reduzierte, sondern um eine nicht über den ganzen Körper zur Ausbreitung gelangte 2. Folge. Wir finden auch tatsächlich keine Spur von Praeplumae ausserhalb der oben genannten Hautzonen. In den letzteren dagegen zeigt die 2. Federfolge eine vollkommen normale und vollwertige Entwicklungsstufe (s. auch postembryonal). Diese „unvollständige“ Besetzung möchten wir in Zusammenhang bringen mit der auch anderenorts vertretenen Auffassung, dass es sich bei den Plumae und deren Vorläufern, die ja eine morphologische Einheit darstellen, um die phylogenetisch jüngere Stufe der Federentwicklung handelt. Damit steht zum mindesten nicht im Widerspruch, dass vor allem Flügel und Schwanz, d. h. die für die Flugfähigkeit frühzeitig beanspruchten Gebiete der Haut mit starkem und frühem Wachstum der endgültigen Schwung- und Steuerfederkeime, damit ausgestattet sind (vergl. Heinroth (1898), Steiner (1917), Blaszyk (1935)).

Die übrigen der beschriebenen Formen *(Vanellus, Fulica, Laridae)* zeigen alle eine vollständige Besetzung mit 2. Folge, wobei wir *Vanellus* als Vertreter mit maximaler Ausstattung (2. Folge *a* und *b*) in allen Zentren kennen lernten, bei dem keinerlei Reduktion anzutreffen ist. Er zeigt die an den Zustand der Galli direkt anschliessende Stufe der Praeplumaentwicklung, die ihrerseits in engem Zusammenhang steht mit der verzögerten Entwicklung der Flugfähigkeit während der Postembryonalzeit und mit der Entstehung eines ausgesprochenen, maximal entwickelten Nestlingskleides.

Bei *Fulica* einerseits und bei den Laridae andererseits finden wir wohl Ansätze zu dieser Entwicklung in verschiedenen Anlagenzentren; der ganze Körper wird mit 2. Folge ausgestattet; es treten aber frühzeitig die ausführlich besprochenen Reduktions- und Einwachsvorgänge auf, die wir als Gesamterscheinung als spezialisiertere Stufe der Entwicklung der 2. Federfolge werten möchten. Damit steht auch im Einklang, dass die bekanntlich in mancher Beziehung am stärksten an Nesthocker gemahnende Gruppe der Sterninae auch die stärkste Wachstumshemmung innerhalb der 2. Folge aufweist.

In diesem Zusammenhang möchten wir auch besonders auf die auffällige Ähnlichkeit dieser Entwicklungsvorgänge mit entsprechenden Veränderungen der Pterylose bei höher entwickelten Nesthockern aufmerksam machen, wie sie in der bereits erwähnten Arbeit von Herrn Prof. A. Portmann dargestellt werden. Danach zeigt sich im Vergleich der Embryonalpterylosen (1. Folge) von Star und Huhn eine weitgehende Übereinstimmung in der räumlichen Verteilung der Zentren, sodass sich unsere Feststellung einer starken Gleichartigkeit und Konstanz der 1. Folge auch über die Grossgruppe der Alectoromorphen hinaus bestätigt. Demgegenüber zeigt sich im zeitlichen Ablauf dieser Ausbreitungsvorgänge ein starker Unterschied, indem beim Star innerhalb von 2 Bruttagen alle wichtigen Zentren angelegt sind, während das Huhn die doppelte Zeit dafür benötigt. Sehr viel stärkere Unterschiede zeigen sich nun aber in der weiteren Differenzierung der Anlagen der 1. Folge. Schon am 8. Bruttag bleibt beim Star ein Grossteil der Anlagen der 1. Folge auf dem bis dort erreichten Papillenstadium stehen und nur in kleineren, genau umgrenzten Gruppen zeigt sich eine Entwicklung bis zu den gewöhnlichen Fadenstadien, die sich

beim Schlüpfen zu voll entwickelten Dunen entfalten. Die übrigen Anlagen werden in Epidermisvertiefungen eingesenkt und gelangen unter die Haut, und ihre Federfollikel schliessen sich durch zelluläre Wucherungen nach aussen ab. Wir finden hier also die entsprechenden Einwachs- und Reduktionsvorgänge in allerdings viel stärkerem Masse wieder, die wir bei *Fulica* für die 1. Folge antrafen und die bei den Lariden vorerst auf die 2. Folge beschränkt war. Vergleichen wir diese evoluierten Nesthockerzustände mit den zunächst unverständlichen Vorgängen bei den beschriebenen Alectoromorphengruppen, so könnten diese genannten Reduktionsvorgänge eine evolutive Wertigkeit (im Sinne PORTMANNS) von starkem Ausmasse besitzen; denn für sich allein betrachtet können diese Vorgänge innerhalb der 2. Folge nicht aus dem Endzustand der darauf folgenden Plumae verstanden werden (vergl. postembryonal). Es handelt sich um typisch transitorische Bildungen der Jugendformen (Definition PORTMANN), die ohne direkte Beziehung zur adulten Form sind und die wir als erste Andeutungen solcher Nesthockerzustände auffassen können.

Wir möchten auf diese Beobachtungen der 2. Folge ganz besonders nachdrücklich hinweisen, da unseres Wissens keine Angaben darüber bestehen, und da wir dadurch vor allem ein Mittel in die Hand bekommen, innerhalb sonst gleichartiger Pterylosen gewisse Entwicklungsreihen aufzustellen.

Fassen wir die Beobachtungen aus der Entwicklung der Pterylosen bei den untersuchten Gruppen zusammen, so lässt sich sowohl aus den Angaben über die 1. Federfolge, als auch aus denjenigen der 2. Folge eine bestimmte Entwicklungsreihe ableiten. Sie führt vom Zustand der Galli über die Stufe der Limicolen zu derjenigen Ontogenesenstufe, als deren Vertreter wir die Lariden gewählt haben. Innerhalb der letztgenannten Gruppe weisen mit Sicherheit die Sterninae die höher spezialisierte Pterylose auf. *Fulica* als Vertreter der Gruiformes steht abseits von dieser Reihe, schliesst sich in mancher Beziehung an die Galli an, hat aber frühzeitig eine eigene Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die wohl in einzelnen Merkmalen auf anderem Wege zu ähnlichem Ziel geführt hat (Reduktion der 2. Folge).

Für die phylogenetische Bewertung des embryonalen und postembryonalen Dunenkleides ergeben sich wohl einige brauchbare Hinweise aus unserer Darstellung, obwohl wir uns nach wie vor

hüten müssen, allzu weitgehende Schlüsse zu ziehen, die den vorwiegend transitorischen Charakter der Dunenbildungen unberücksichtigt lassen. Nicht nur die Entwicklung der Einzelfeder, sondern auch die Entwicklung der ganzen Pterylose wird durch diese transitorischen Vorgänge wesentlich beeinflusst, sodass vielleicht durch eine weitere Analyse von embryonalen und postembryonalen Pterylosen unter Berücksichtigung dieses vorwiegend transitorischen Charakters des Dunengefieders ein besseres Verständnis der Bedeutung dieser spezialisierten Federformen angeregt werden könnte.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die vorliegende Arbeit gibt im I. Hauptteil eine ausführliche monographische Darstellung der Embryonalpterylosen von *Gallus domesticus*, *Vanellus cristatus*, *Fulica atra*, *Larus ridibundus* und *Sterna hirundo* als Vertreter der Grossgruppe der *Alectoromorphae* (im Sinne Gadow's).

Für dieses Hauptkapitel verweisen wir auf die kurzen Zusammenfassungen über die einzelnen Pterylosen auf pp. 218, 239, 261.

2. Im II. Hauptteil wird in gedrängter Form auf die Postembryonalpterylosen der gleichen Arten eingegangen (s. pp. 267, 278, 282, 287).

3. Aus der ausführlichen Darstellung, die sich vor allem mit der Anlagenverteilung befasst, ergibt sich, dass die Ausbreitung der Federanlagen über den Körper des Embryos erst in den Spätphasen einen gewissen Abschluss zeigt. Die Embryonalpterylose ist fortschreitenden Veränderungen unterworfen. Die für die adulte Pterylose üblichen Bezeichnungen (Raine und Fluren) lassen sich daher für die Frühpterylose nicht verwenden.

4. Die Versorgung der Haut mit Federanlagen erfolgt in drei verschiedenen Schüben, die wir als Federfolgen bezeichnen. Unter einer Federfolge verstehen wir eine Gesamtheit von Federanlagen gleichen embryonalen Verhaltens, gleicher morphologischer Gestaltung und gleichen Schicksals.

Die drei Federfolgen werden folgendermassen charakterisiert:

1. Federfolge: Gesamtheit der auf der Haut zuerst auftretenden Praepennae. Es sind die Vorläufer der definitiven Pennae. Die 1. Federfolge zeigt bei den untersuchten Formen sehr einheitliches Verhalten.

2. Federfolge: Gesamtheit der zwischen den Praepennae auftretenden Praeplumae. Es sind die Vorläufer der definitiven Plumae (def. Dunen). Die 2. Federfolge zeigt

ein sehr variables Verhalten und nur geringe Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Federfolge.

3. Federfolge: Gesamtheit der schon embryonal auf den Follikelwülsten der 1. Federfolge auftretenden Prae-Filoplumae. Es sind die Frühstadien der Filoplumae (Fadenfedern). Die 3. Federfolge zeigt bei den untersuchten Formen ein einheitliches Verhalten und eine starke Abhängigkeit ihrer Entwicklung von derjenigen der 1. Federfolge in Bezug auf ihr erstes Auftreten, auf ihre Symmetrieverhältnisse und auf ihr Verhalten in der adulten Pterylose.

5. Die Entwicklung der Einzelfeder und die Übergänge Praepennae-Pennae, Praeplumae-Plumae, Prae-Filoplumae-Filoplumae werden dargestellt und der Nachweis gleicher Zahlenverhältnisse für embryonale und postembryonale Stadien wird erbracht.

6. Für die Verteilung dieser drei Federfolgen lassen sich als Einheiten höherer Ordnung Anlagenzentren und Anlagenfelder unterscheiden.

Ein Anlagenzentrum ist ein Hautbezirk, der in der Entwicklung vorauseilt, von dem die Anlagenverteilung für alle drei Federfolgen peripher ausstrahlend fortschreitet, der mit einer Symmetrieachse ausgestattet ist und in welchem die Lage und Grösse der Einzelanlagen bestimmten Gesetzmässigkeiten folgt.

Im Anlagenfeld treten die Federanlagen alle gleichzeitig auf und zeigen eine grosse Gleichartigkeit in ihrem weiteren Verhalten in Bezug auf Grösse und Ausgestaltung.

7. Es werden bei allen beschriebenen Formen die folgenden Zentren der Anlagenverteilung festgestellt:

1 hinteres Rückenzentrum (H.R.Z.);
1 vorderes Rückenzentrum (V.R.Z.);
2 Schwanzzentren (Schw.Z.);
2 Beckenzentren (B.Z.);
2 Scheitelzentren (Sch.Z.);
2 Schulterzentren (Schu.Z.);
2 Brustzentren (Br.Z.);
2 1. Schenkelzentren (1. Sche.Z.);

2 2. Schenkelzentren (2. Sche.Z.);
2 1. Flügelzentren (1. Flüg.Z.);
2 2. Flügelzentren (2. Flüg.Z.).

Bei *Gallus* findet sich noch jederseits ein Bauchzentrum (Ba.Z.). Bei *Vanellus*, *Fulica*, *Larus*, *Sterna* liegt an der entsprechenden Stelle je ein Bauchfeld.

8. Nicht nur die 1., sondern auch die 2. und 3. Federfolge zeigen zentrenmässige Verteilung ihrer Anlagen. Die Ausbreitung ist aber bei der 2. Folge beschleunigt und ihre Richtung steht im allgemeinen senkrecht zu derjenigen der 1. Folge.

9. Die Festlegung der Symmetrieverhältnisse der einzelnen Zentren geht auf die früheste embryonale Anlage der Zentren zurück. Die Symmetrieachse läuft meist zur Körperachse parallel; sie entspricht in ihrer Lage der 1. Anlagenreihe des entsprechenden Zentrums.

10. Den Anlagenzentren sind als Einheiten kleineren Ausmasses die F e d e r k o m p l e x e untergeordnet. Wir bezeichnen als Federkomplex eine Hautpartie, die folgende Vertreter der drei Federfolgen trägt:

a) Eine Anlage (und nur eine) der 1. Federfolge.

b) Eine bis mehrere Anlagen der 3. Federfolge, die in enger Verbindung mit der 1. Folge stehen und sich den Symmetrieverhältnissen des Zentrums unterordnen.

c) Eine variable Zahl von Anlagen der 2. Federfolge, die weitgehend unabhängig von den beiden anderen Federfolgen sind.

11. Dieser Begriff des Federkomplexes lässt sich in Beziehung setzen zu dem Begriff eines bipotenten Hautstückes nach Blaszyk (1935).

Es wird der Versuch unternommen, die aus der Untersuchung der Federkomplexe sich ergebenden Tatsachen im Problem der phylogenetischen Ableitung der Feder anzuwenden. Eine Ableitung der Einzelfeder von der Reptilienschuppe in morphologischer Beziehung wird nicht durchgeführt.

12. Die vergleichende Untersuchung der 2. Federfolge zeigt eine grosse Variabilität ihres embryonalen Verhaltens innerhalb der untersuchten Formenreihe.

Die Galli weisen eine noch unvollständige Besetzung der Zentren mit 2. Folge auf.

Vanellus dagegen zeigt eine maximale Verdichtung des embryonalen Gefieders der 2. Folge.

Fulica und die Laridae sind durch eine teilweise Reduktion und durch das Einwachsen der Anlagen der 2. Folge auf späten Embryonalstadien gekennzeichnet. Diese Erscheinung wird mit ähnlichen Vorgängen bei hoch evoluierten Nesthockern verglichen.

13. Die Entwicklung und Gestaltung des Erstlingsgefieders zeigt einen vorwiegend transitorischen Charakter (im Sinne Portmann's (1938)) dieser Bildung an.

14. Aus der Entwicklung der drei Federfolgen und aus der Verteilung der Anlagen in den beschriebenen Zentren lässt sich für die untersuchten Formen die nachstehende Stufenfolge ableiten:

Galli	Charadriidae Ralli	Larinae	Sterninae

Innerhalb der Laridae sind die Sterninae die höher evoluierten.

Aus der Betrachtung der Pteryloseverhältnisse ergibt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit der Anordnung innerhalb der Portmann'schen Ontogenesenstufen.

LITERATUR

1928. Biedermann, W., *Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere.* Ergebnisse der Biol., 3. Bd.

1864. Blasius, J. H., *Zur Unterscheidung des Dunenkleides der Raubvögel.* Journ. of Ornith., Bd. XII.

1935. Blaszyk, P., *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und -Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion.* Morphol. Jahrb. 75.

1900. Burckhardt, R., *Der Nestling von Rhinochetus jubatus.* Nova Acta. Abh. der Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LXXVII, Nr. 3.

1889. Davies, H. R., *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.* Morphol. Jahrb., Bd. 15.

1930. Desselberg, H., *Das Lipochrom der Vogelfeder.* Journ. f. Ornith., Bd. 78.

1912. Fehringer, O., *Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern.* Zool. Jahrb., Bd. 33, Syst.

1888. Fürbringer, M., *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

1891/93. Gadow, H., *Vögel, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, Syst. Teil, Bd. VI., 4. Abt.

1933. Giersberg, H., und Stadie, R., *Zur Entstehung der gelben und roten Gefiederfarben der Vögel.* Ztschr. f. wiss. Biol., Abt. C., vergl. Physiol., Bd. 18.

1937. Goessler, E., *Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 44.

1907. Graul, W., *Zur Entwicklung von Vanellus cristatus.* Arch. f. Naturgesch., 73. Jahrg.

1909. Grosser, O., und Tandler, J., *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Kiebitzes (Vanellus cristatus Meyer)*, Jena 1909, Heft 9.

1928. Heinroth, O., *Die Vögel Mitteleuropas*, Bd. 3.

1898. —— *Über den Verlauf der Schwingen- und Schwanzmauser der Vögel.* Sitz. ber. d. Ges. d. naturf. Freunde Berlin., Jahrg. 1898.

1935. Holmes, A., *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae.* Americ. Journ. of Anat., 56.

1907. Jones, L., *The Development of Nestling Feathers.* Laboratory Bulletin, Nr. 13, Oberlin College.

1900. Keibel, F., und Abraham, K., *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes.* 1900, Jena, Heft. 2.

1896. Keibel, F., *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder.* Erg. d. Anat. und Entw. gesch., 1896.

1877. Kerbert, C., *Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere.* Arch. mikrosk. Anat., Bd. XIII.

1888. Klee, K., *Bau und Entwicklung der Feder.* Zeitschr. ges. Naturw., Bd. LIX, 1886.

1892. Klinkowström, A., *Untersuchungen über den Scheitelfleck bei Embryonen einiger Schwimmvögel.* Zool. Jahrb., 1892.

1933. Kuhn, O., *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux's Arch. f. Entw. mech., Bd. 127.

1925. Lamont, A., *On the Development of the Feathers of the Duck during the Incubation Period.* Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Bd. 53.

1888. Landois, H., *Das Dunennestkleid der Vögel besteht nicht aus Dunen.* Zool. Anz., Bd. 11.

1892. Maurer, F., *Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen.* Morphol. Jahrb., Bd. XVIII.

1895. Meijère, J. C. H., *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* Morphol. Jahrb., Bd. XXIII.

1895. Nassonow, N., *Über die Pterylosis der Embryonen von Struthio camelus.* Zool. Anz., 1895.

1840. Nitzsch, Chr. L., *System der Pterylographie.* Herausgegeben von H. Burmeister, Halle, 1840.

1924. Noll, H., *Sumpfvogelleben.* Leipzig, 1924.

1934. Parsons, C. W., *Penguin Embryos.* British Antarctic (« Terra Nova ») Expedition, 1910. Zool., Vol. IV, Nr. 7, 1934.

1871. Pernitza, E., *Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen.* Sitz. Ber. d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. LXIII, II. Abt.

1935. Portmann, A., *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoretica, Series A, Vol. I, Pars. 1-2.

1935. —— und Gerber, A., *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. Suisse de Zool., Tome 42, Nr. 2.

1934. Rezovska, L., *Der untere Eizahn der Vogelembryonen.* Arb. aus d. vergl.-anat. und exper.-zool. Inst. d. lettländ. Univ., 1934, Tome IV.

1908. RIDDLE, O., *The Cause of Production of Down and other down like Structures in the Plumages of Birds.* Bull. biol., Vol. XIV, 1908.

1907. SCHAUB, S., *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog. d. Tiere, Bd. 25, Heft 2.

1914. —— *Das Gefieder von Rhinochetus jubatus und seine postembryonale Entwicklung.* Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges., Bd. IL, Abh. 2.

1912. —— *Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.* Verhandl. d. Naturf. Ges. Basel, Bd. XXIII.

1930. STEINBACHER, G., *Entwicklung und Bau der roten Stirnpapillen bei Dunenjungen von Fulica atra.* Journ. f. Ornithol., Bd. 78.

1936. STEINER, H., *Über die äussere Gestaltung eines 15-tägigen Embryos des Emus, Dromiceius novae hollandiae (Lath.).* Rev. Suisse de Zool., Tome 43.

1917. —— *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jenaische Zeitschr., Bd. LV, Heft 2/3.

1930. STEINMETZ, H., *Die Embryonalentwicklung des Blässhuhns (Fulica atra) unter besonderer Berücksichtigung der Allantois.* Morphol. Jahrb., Bd. 64, Heft I.

1869. STIEDA, L., *Bau und Entwicklung der Feder.* Petersb. Med. Zeitschr., Bd. XVII.

1927/34. STRESEMANN, E., *Aves,* in Handbuch der Zoologie von W. KÜKENTHAL, Berlin und Leipzig, 1927/34.

1873. STUDER, Th., *Die Entwicklung der Feder.* Inaug.-Diss., Bern.

1878. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.* Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXX.

1887. —— *Embryonalentwicklung der Vögel.* In: Die Forschungsreise S. N. S. « Gazelle », 1874/76, Teil III.

1882. WALDEYER, W., *Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn.* Beitr. zur Anat. u. Embryol., Festschrift f. HENLE, 1882.

1901. WOHLAUER, E., *Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome.* Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. 4, Heft 1, 1901.

1934. WOITKEWITSCH, A. A., *Beiträge zur Frage der Bedeutung les Federbalges für die sich entwickelnde Feder.* Biol. Zbl., Bd. 54, 1934.

Tafel 1.

Embryonalpterylose von Gallus domesticus.

1. Embryo vom 9. Bruttag.
2. Embryo vom 9. Bruttag, Dorsalansicht, die beiden Rückenzentren vereinigt, ein „Mittelrain" fehlt noch, Anlagen in regelmässigen Orthogonalreihen.
3. Embryo vom 11. Bruttag, „Mittelrain" im Rückenzentrum.
4. Embryo vom 11. Bruttag, Beckenzone, Flügel.

Embryonalpterylose von Gallus domesticus.

5. Embryo vom 11. Bruttag, Kopf- und Brustpartie.
6. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht.

Embryonalpterylose von Vanellus cristatus M.

7. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht, gut sichtbar der Skleralring und die Nickhautanlage.
8. Embryo vom 13. Bruttag, Dorsalansicht, deutlich erkennbar das V.R.Z., „Mittelrain".

Tafel 2.

Embryonalpterylose von Vanellus cristatus M.

9. Embryo vom 14. Bruttag, Seitenansicht, Vergrösserung der Zentren, Auftreten der 2. Folge.
10. Embryo vom 14. Bruttag, Dorsalansicht, deutlicher „Mittelrain", 2. Federfolge im H.R.Z. sichtbar.
11. Embryo vom 15½. Bruttag, Seitenansicht, starkes Wachstum der Anlagen der 1. Folge, dazwischen eingelagert die 2. Folge.
12. Embryo vom 15½. Bruttag, Scheitelzone, Verschmelzung der beiden Mittelabschnitte, Ausfüllung der Lücke zwischen Mittelabschnitt und Oberaugenstreif.

Embryonalpterylose von Fulica atra L.

13. Embryo vom 14. Bruttag, Kopf seitlich, erstes Auftreten der Kölbchenanlagen.
14. Embryo vom 21. Bruttag, Kopf von vorn, Ausbreitung und Entwicklung der Kölbchenanlagen.

Embryonalpterylose von Larus ridibundus L.

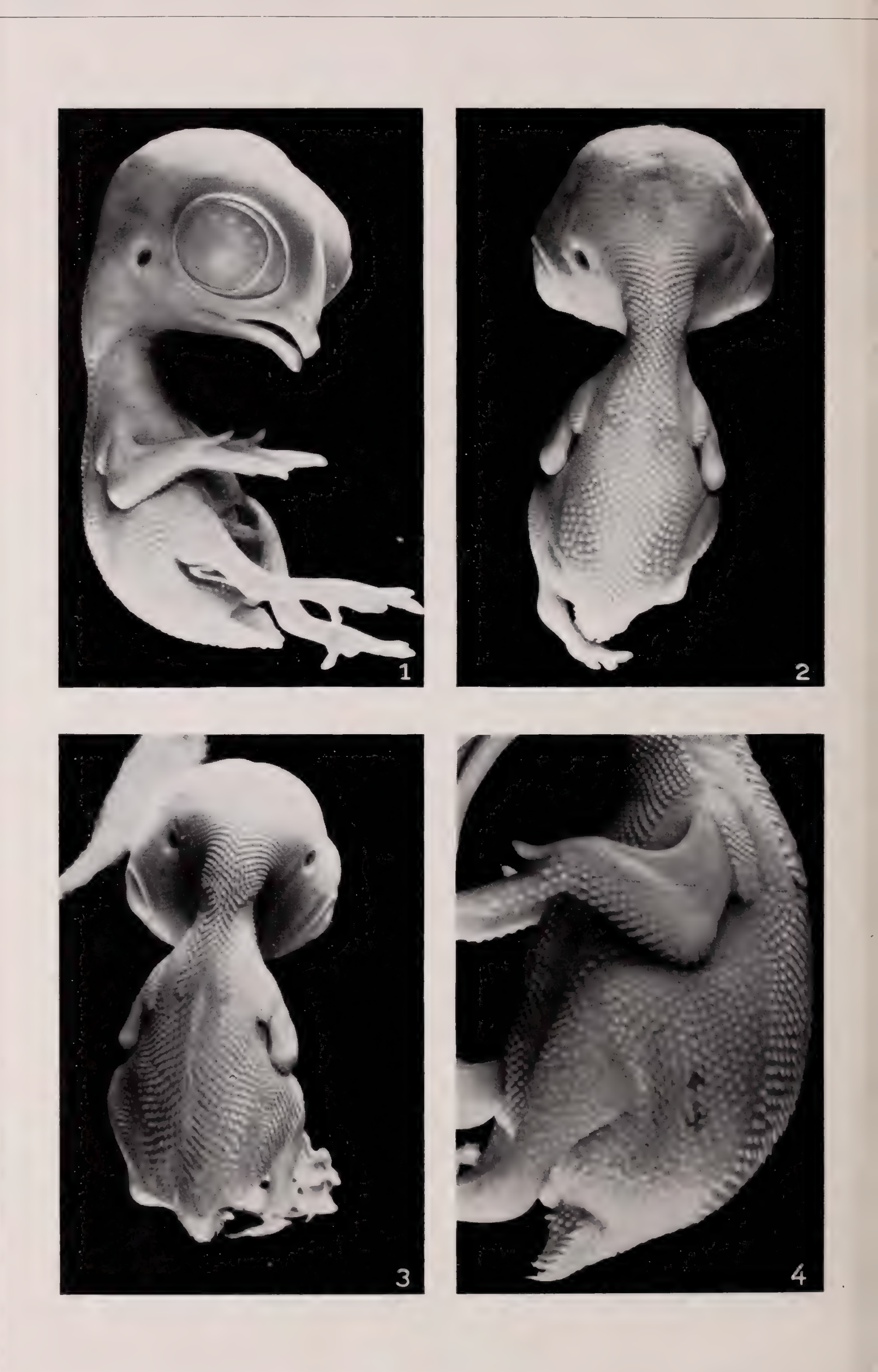
15. Embryo vom 11. Bruttag, Scheitelfläche, vorderer Scheitelfleck.

Embryonalpterylose von Sterna hirundo L.

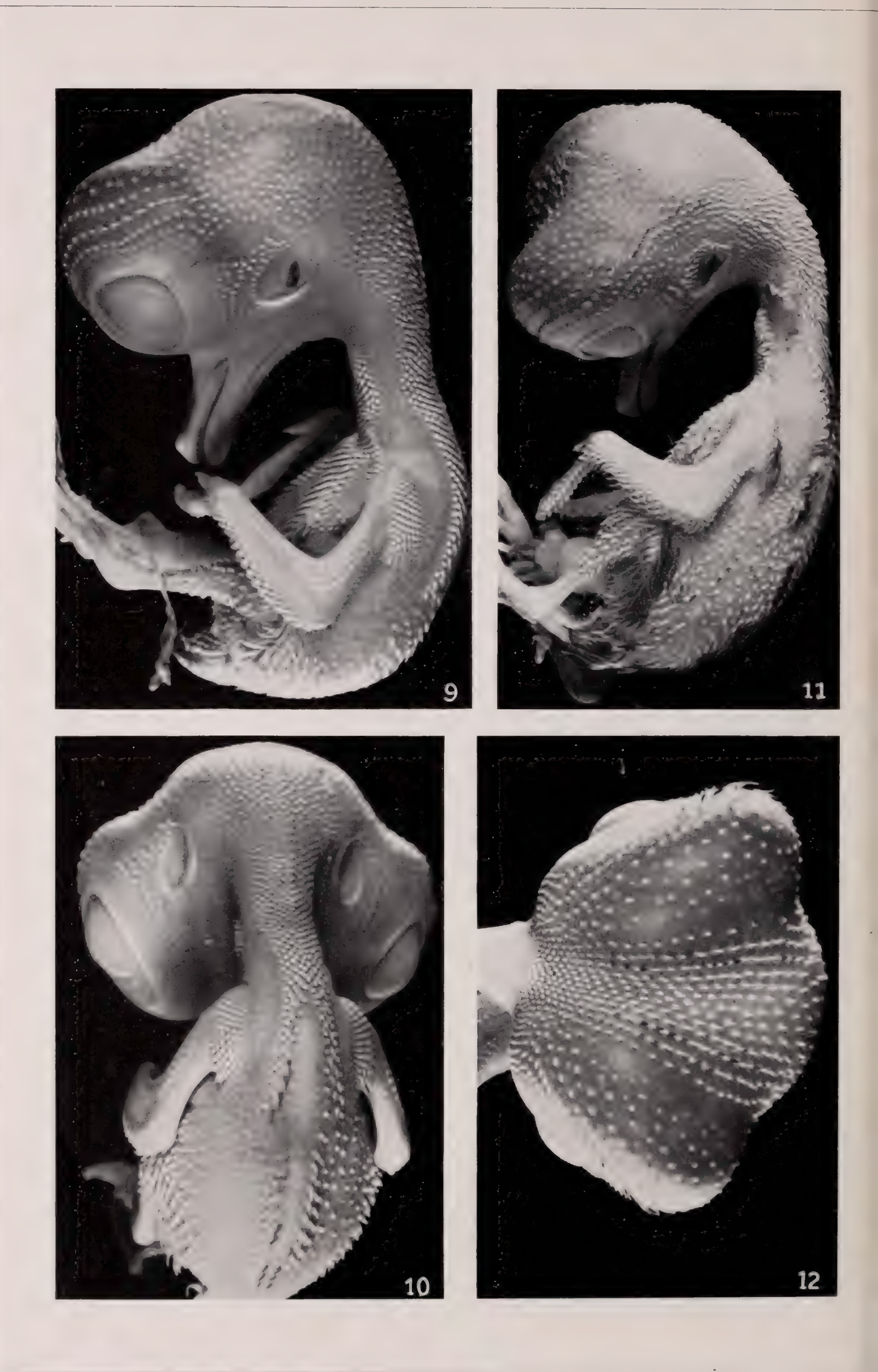
16. Embryo vom 12. Bruttag, Seitenansicht, quadratische Ausbuchtung des Halsseitenrains, Dreieckslücke des Scheitelzentrums.

Tafel 3.

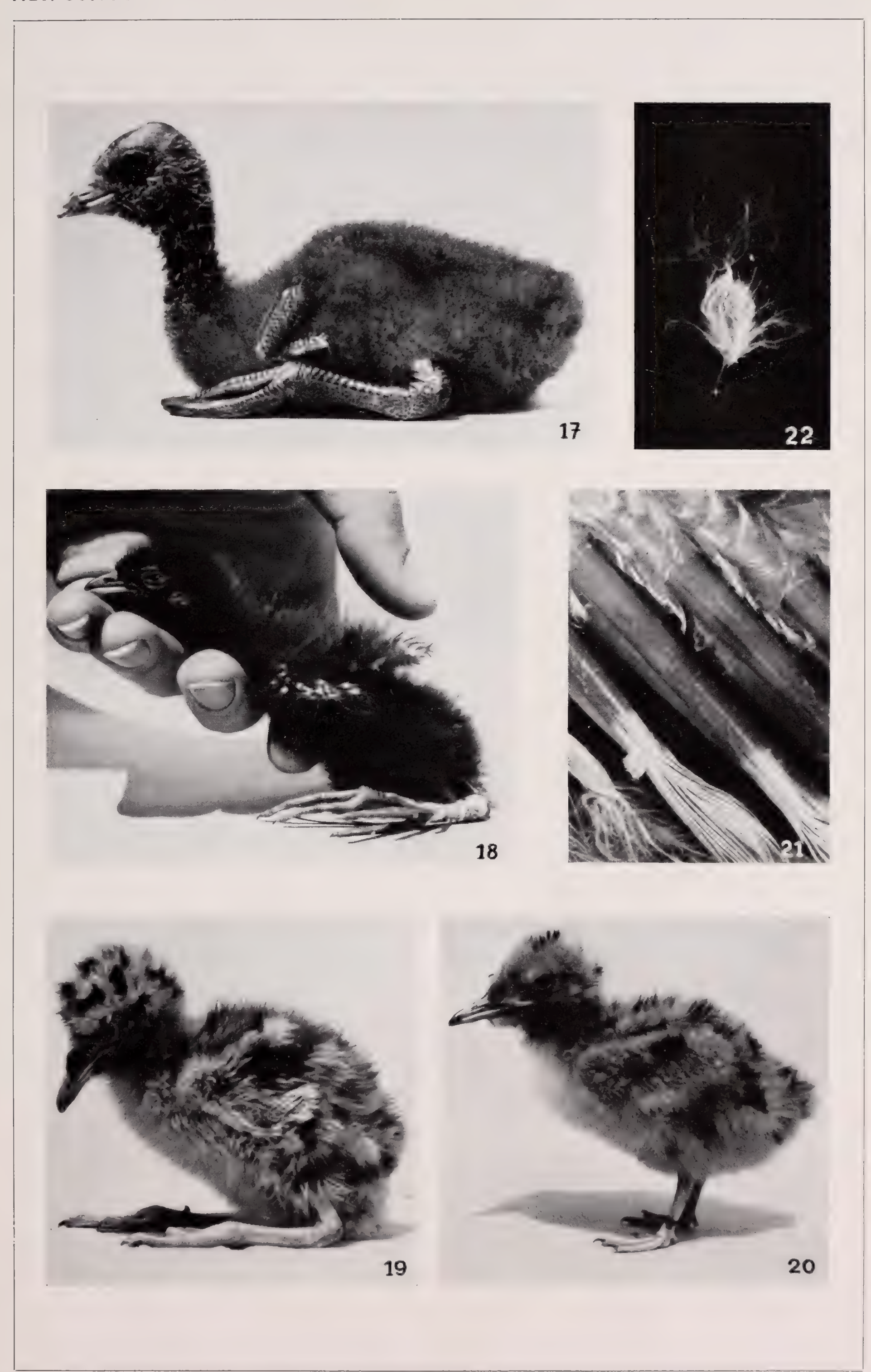
17. *Fulica atra* L., 17. Postembryonaltag, Auswachsen der Konturfedern, Missverhältnis zwischen den Ausmassen der Vorder- und Hinterextremitäten.
18. *Crex crex* L., Auswachsen der Brustkonturfedern (mit aufsitzenden Neoptilen).
19. *Larus ridibundus* L., 10. Postembryonaltag, Hervorbrechen der Handschwingen.
20. *Sterna hirundo* L., 10. Postembryonaltag.
21. *Sterna hirundo* L., 11. Postembryonaltag: Die 3 Federfolgen auf der Handfläche.
22. *Larus ridibundus* L., 12. Postembryonaltag, Entwicklung der 2. Federfolge: Pluma mit Praepluma aus der Rückenzone.


1
2
3
4


5
6
7
8


9
11
10
12


13
14
16
15



A. GERBER. — PTERYLOSE DER ALECTOROMORPHAE.

Tome 46, nº 8. — Avril 1939.

Recherches sur la Vessie natatoire des Poissons

II. RÉPONSE A DES CRITIQUES ET VALEUR DES DOCUMENTS RADIOGRAPHIQUES

par

E. GUYÉNOT et W. PLATTNER

(Avec les planches 4 à 11.)

Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

Série Zoologie Nº 64.

Nos lecteurs savent qu'une discussion s'est ouverte, au sujet des fonctions de la vessie natatoire des Poissons, entre M. Et. RABAUD, professeur honoraire à la Sorbonne, et Mlle VERRIER d'une part, et nous-mêmes de l'autre. Cette querelle a récemment pris, du fait des dernières publications de nos contradicteurs [1], un caractère inusité. Plusieurs de nos collègues nous ont exprimé leurs regrets de voir se prolonger une polémique qui ne contribue pas à rehausser le prestige de la Biologie française à l'étranger et ne sert pas la science tout court. Nous partageons entièrement leur sentiment. Ceux qui se représentent les savants comme des êtres supérieurs, désintéressés, d'une haute valeur morale, épris d'idéal et non de mesquines préoccupations de vanité personnelle, éprouveraient, sans doute, quelque dégoût s'ils s'apercevaient que certains d'entre eux utilisent les plus bas procédés de discussion et manient, avec

[1] *a*) *Revue suisse de Zoologie*, t. 46, nº 6, janvier 1939; *b*) *Les récentes recherches sur la vessie natatoire*, Paris, Lipschütz, 1938; *c*) *Les récentes recherches sur la vessie natatoire*. II. Organes réels et organes imaginaires. Paris, Lipschütz, 1939.

une rare virtuosité, les insinuations injurieuses et même diffamatoires.

Nous ne répondons qu'avec répugnance, mais nous avons à défendre notre honneur et notre probité scientifique. Nous aurions pu n'opposer à certaines allégations qu'un dédaigneux silence. Il nous a semblé impossible, dans un but de salubrité morale, de laisser s'implanter des mœurs inadmissibles dans la discussion scientifique. Forts de notre conscience, sûrs de nos techniques et de nos résultats, nous avons fait appel au contrôle de savants indépendants. Leur expertise nous apporte aujourd'hui la plus éclatante des justifications.

Nous ne suivrons pas M. Rabaud et Mlle Verrier dans l'emploi de procédés que nous nous abstiendrons de qualifier. Nous répondrons avec dignité, mais avec fermeté.

Histoire d'une polémique.

En 1934 et 1935, M. Rabaud et Mlle Verrier [1] ont publié les résultats de recherches sur la vessie natatoire des Poissons, tendant à prouver que cet organe ne sert à rien: « On trouve, concluaient les auteurs, nombre de dispositions inutiles: telle est exactement la vessie natatoire ». Leurs recherches les conduisaient à affirmer que tous les naturalistes ayant étudié avant eux la physiologie de la vessie aérienne, Delaroche, Moreau, Charbonnel-Salle, Baglioni, Guyénot, et beaucoup d'autres plus récents, s'étaient grossièrement trompés. Parce que la vessie leur avait donné l'« impression d'un sac à gaz », tous ces naïfs avaient cru que le gaz rejeté par des Poissons physostomes, lors d'une décompression, venait de ce réservoir aérien. En réalité, le canal pneumatique serait pratiquement sans usage et le gaz, rejeté par la bouche d'un Poisson soumis à une diminution de pression, viendrait avant tout des tissus et du sang. De plus, bien que la vessie constituât un sac aérien représentant souvent le dixième du volume total du Poisson, ce flotteur n'interviendrait que « pour une faible part dans la densité de l'animal ». Cette masse gazeuse « intervient encore moins dans les variations que pourrait subir cette densité ».

[1] Et. Rabaud et M.-L. Verrier. *Recherches sur la vessie natatoire.* Bull. biol. France-Belgique, t. 48, 1934. *Recherches sur la vessie natatoire* (2me partie), Bull. biol. France-Belgique, t. 49, 1935.

Ces affirmations, manifestement contraires aux constatations expérimentales les plus évidentes et au simple bon sens, méritaient d'être examinées de près. Dans leurs mémoires, M. Rabaud et Mlle Verrier s'en étaient pris, avec une animosité particulière, aux recherches de Guyénot. Celui-ci n'avait cependant contribué que pour une part bien modeste à l'ensemble des travaux relatifs à la vessie natatoire. Ses expériences, effectuées en 1903-04, alors que l'auteur avait à peine 19 ans, n'avaient guère fait que vérifier et compléter sur certains points l'œuvre de ses devanciers. Plus tard, ayant à présenter une thèse en vue du doctorat en médecine, Guyénot enrichit son précédent mémoire de nouvelles expériences, lui adjoignit une revue bibliographique des recherches relatives à la vessie natatoire. Cet ensemble fut accepté comme thèse, en 1909, par M. Ch. Richet, professeur de Physiologie à la Faculté de médecine de Paris.

Il y avait trente ans que Guyénot avait effectué ses recherches lorsque parurent les mémoires de M. Rabaud et Mlle Verrier. Spécialisé depuis longtemps dans divers domaines de la Biologie expérimentale, engagé notamment dans des travaux d'Endocrinologie qui absorbaient toute son activité, Guyénot ne se souciait pas de les abandonner pour reprendre l'étude d'un problème qui ne l'intéressait plus que de loin. Il demanda donc successivement à deux jeunes naturalistes suisses, qui étaient ses élèves, de soumettre à une nouvelle vérification expérimentale les faits contradictoires relatifs à la vessie natatoire des Poissons physostomes. C'est ce que M. Rabaud et Mlle Verrier ont cru pouvoir interpréter en écrivant que Guyénot « a chargé successivement deux de ses élèves de prendre sa défense » (1938, I).

Nous ignorons comment les choses se passaient dans le Laboratoire que dirigeait M. Rabaud. Ce n'est, en tout cas, pas ainsi que se présentent, dans notre Institut, les relations entre le maître et ses élèves. A M. Meierhans et à M. Plattner, M. Guyénot a simplement exposé les termes du litige, en leur disant: « Reprenez mes expériences et celles de mes devanciers, ainsi que celles de M. Rabaud et Mlle Verrier. Mon travail est une œuvre de débutant; il est fort possible que j'aie commis de nombreuses erreurs. Vérifiez, comparez, tâchez d'apporter davantage de précision dans vos méthodes et jugez en toute indépendance ».

Les résultats, basés sur l'observation directe et la mesure des

quantités de gaz dégagé, selon que le Poisson physostome avait un canal pneumatique normal ou ligaturé, selon qu'il était intact ou cystectomisé, se montrèrent en complète opposition avec les affirmations apportées, d'une façon imprécise, sans protocoles d'expériences, sans mesures d'aucune sorte, par M. Rabaud et Mlle Verrier. Les résultats obtenus par M. Meierhans furent retrouvés identiques, trois ans plus tard, par M. Plattner. La concordance entre les deux séries de recherches, à quelques points de détail près, était complète. Les auteurs ne se sont pas contentés de cette constatation; ils ont cherché quelles causes d'erreur avaient pu abuser M. Rabaud et Mlle Verrier: ils en ont mis plusieurs en évidence.

Plus récemment, ayant été amenés à utiliser la méthode précieuse des radiographies — à condition qu'elles soient faites correctement — Guyénot et Plattner ont publié, dans cette Revue [1], une série de résultats nouveaux et de documents qui sont écrasants pour la thèse soutenue par M. Rabaud et Mlle Verrier et révèlent, aux yeux les moins clairvoyants, les causes d'erreur dont ces auteurs ont été systématiquement victimes.

Conformément aux traditions les plus élémentaires de la recherche scientifique, nous avons tenu à répéter les expériences de nos contradicteurs, à effectuer des déterminations plus précises, à chercher de nouvelles méthodes d'investigation. On remarquera qu'il n'y a pas une ligne dans nos publications qui mette en cause la bonne foi de M. Rabaud et Mlle Verrier. Prenant leurs résultats pour certains, nous avons cherché à les interpréter à la lumière de nos propres expériences, en précisant les causes d'erreur probables.

Tandis que nous accomplissions ainsi une besogne d'hommes de science, nos contradicteurs ont jugé préférable d'utiliser une autre méthode. Dans une série de réponses ou de publications, ils ont tenté de nous accabler sous une avalanche de critiques: celles-ci ne reposaient pas sur des faits nouveaux; c'étaient des sarcasmes, des jeux de mots, des discussions byzantines. Le procédé peut faire illusion pendant quelque temps, mais sa portée réelle est vite jugée. S'ils s'en étaient tenu là, c'eût peut-être été drôle; nous aurions été les premiers à en rire.

---

[1] *Recherches sur la vessie natatoire des Poissons*, I. Rev. suisse Zool., t. 45, 1938.

Malheureusement, nos contradicteurs n'ont pas craint de recourir à des allégations tendancieuses, dont nous reconnaissons l'habileté, mais que nous repoussons avec le sentiment qu'elles méritent:

1. Guyénot s'est trompé en 1904-09, ainsi que Moreau, Charbonnel-Salle, etc. mais ne veut pas en convenir: « *Mais* Guyénot *n'a pas admis qu'il ait pu jadis se tromper* » (1938, I).

2. « *Il a chargé successivement deux élèves de prendre sa défense* » (1938, I), ce qui sous-entend que ceux-ci n'ont pas travaillé librement et qu'ils ont été volontairement de mauvaise foi.

3. En présence des documents radiographiques publiés dans cette Revue, en 1938, par Guyénot et Plattner, et qui décelaient, de façon indiscutable, les erreurs commises par M. Rabaud et Mlle Verrier, ceux-ci n'ont eu d'autres ressources que d'en contester la validité et la sincérité. Ils se demandent d'abord comment comprendre que les auteurs « aient pu radiographier une « loge » à contours superposables à ceux de la vessie extirpée ». Ils parlent des « surprenantes radiographies » de 1938. Dans une deuxième publication, l'attaque se précise. Les radiographies de Guyénot et Plattner « représentent une masse de gaz dont les contours reproduisent ceux d'une vessie, avec un *modelé vraiment curieux* pour une radiographie (1939, p. 6). De plus, M. Rabaud et Mlle Verrier ont « cherché en vain sur les radiographies les traces d'une incision ». A propos de la figure 6 de leur planche II, les mêmes auteurs insinuent que « seule, une *retouche habile* aurait pu donner l'impression d'un tube digestif météorisé » et ils ajoutent: « Comparer avec la radiographie, planche II *bis*, figure 1 de MM. Guyénot et Plattner reproduite en regard ». L'allusion est claire. Enfin, M. Rabaud et Mlle Verrier ont fait coller sous les planches représentant leurs propres radiographies la mention « Radiographies de Poissons *vivants* reproduites *sans retouches ni dessins surajoutés* » tandis que la planche placée en face réédite certaines des radiographies de Guyénot et Plattner, que n'accompagne aucune mention. Le procédé est assez jésuitique, mais chacun comprend ce qu'il prétend insinuer.

En résumé, la défense de M. Rabaud et Mlle Verrier consiste à suspecter la bonne foi de M. Guyénot, celle de deux travailleurs qui ont effectué leurs recherches dans son laboratoire, enfin à

laisser clairement entendre que les radiographies qu'ils ont publiées sont truquées et constituent, disons le mot, des faux.

Nos recherches ayant été faites dans un laboratoire de l'Université de Genève et publiées dans une Revue suisse, nous nous sommes adressés au Comité de la *Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, en lui demandant de bien vouloir nommer une Commission chargée:

1° d'examiner nos documents radiographiques, pour dire s'ils portent ou non des traces de retouches ou de dessins surajoutés;

2° de contrôler, par le moyen de radiographies effectuées par elle, les résultats que nous avons présentés.

Nous publierons plus loin le rapport de cette Commission et une partie des radiographies qu'elle a elle-même obtenues. Nous tenons ici à exprimer au Comité de la *Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève* notre gratitude pour l'accueil favorable qu'il a réservé à notre demande.

Nous examinerons, dans cette publication:

A. Les critiques formulées par M. RABAUD et Mlle VERRIER, dans la mesure où elles nous paraissent mériter une réponse;

B. La valeur et la sincérité des documents radiographiques que nous avons publiés;

C. L'état du problème relatif à la vessie natatoire des Physostomes et la théorie de M. RABAUD et Mlle VERRIER.

I. CRITIQUES.

I. *L'estomac des Poissons.* — « MM. GUYÉNOT et PLATTNER, disent M. RABAUD et Mlle VERRIER, attribuent un estomac à des Poissons qui n'en ont jamais eu » (*Rev. suisse Zool.*, 1938, p. 156). Nos contradicteurs font sans doute allusion à une phrase de notre mémoire où il est dit: « En dehors du cas d'explosion et abstraction faite d'une bulle ou deux pouvant provenir de l'intestin ou de l'estomac, le gaz rejeté a pour origine unique la vessie natatoire » (p. 476).

Il eût été peut-être plus correct de remplacer le mot estomac par la périphase « partie antérieure du tube digestif », mais ce purisme

n'a aucun rapport avec le problème étudié. Nous n'ignorons pas qu'au *sens histologique* du mot, la première portion du tube digestif des Cyprinoïdes n'est pas un estomac, parce qu'elle manque de glandes gastriques. Cependant, Cuvier et Valenciennes (*Histoire naturelle des Poissons*, 1842) appellent estomac la partie renflée de l'intestin jusqu'à la première courbure. Yung (1899) reconnaît que la partie en question est différenciée puisqu'elle « présente un diamètre plus considérable et des muscles plus épais que les portions suivantes ».

Qui donc a prescrit que l'estomac devait être défini par la présence de glandes à pepsine ? Pourquoi dit-on que l'estomac des Ruminants est à quatre loges, alors que la panse et le bonnet sont de simples réservoirs ? Pourquoi parle-t-on d'estomac broyeur et d'estomac digestif chez les Oiseaux ? Comment ose-t-on parler de l'estomac de l'Ecrevisse ou de l'Etoile de mer ? Cette critique témoigne simplement d'un esprit de chicane et n'a rien à faire avec le rôle de la vessie natatoire.

II. *La hernie de la vessie par la bouche.* — « La vessie, disent Rabaud et Verrier, ne fait pas hernie par la bouche comme l'avance Guyénot » (1935, p. 102). Notons, avant tout, que Guyénot n'a jamais fait d'expériences sur les Poissons physoclistes auxquels il est fait allusion et qu'il n'avait par conséquent rien à avancer. Exposant les travaux d'autres auteurs, au point de vue bibliographique, il a seulement écrit, en 1909, à propos des Physoclistes retirés des grandes profondeurs: « Mais les Physoclistes subissent une augmentation de volume continue: leur vessie énormément distendue fait hernie par la bouche et peut même éclater ».

Le phénomène qui avait été observé par Vaillant à bord du *Talisman*, se trouve commenté par P. Regnard (1891) [1] dans les termes suivants: « La vessie dès lors se gonfle outre mesure et vient faire hernie au dehors. Elle éclate même quelquefois ». Ce texte est accompagné d'une figure n° 82 portant cette légende « *Poisson retiré brusquement des profondeurs: sa vessie natatoire fait hernie au dehors* ». Regnard dit encore que la vessie « arriverait même à faire hernie par la bouche en rejetant au dehors presque tous les viscères contenus dans la cavité générale ». Rabaud et Verrier,

---

[1] Dr P. Regnard. *Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux.* Paris, Masson, 1891 (p. 157, 158 et 448).

qui ont étudié des Poissons physoclistes, reconnaissent que les Poissons retirés des grands fonds arrivent à la surface avec « la bouche largement ouverte par où font saillie les viscères ». Cette expulsion des viscères doit avoir une cause: il est difficile d'imaginer que le gaz décomprimé de la vessie natatoire — que celle-ci soit intacte ou éclatée — n'en soit pas un facteur essentiel. C'est sans doute ce qu'ont voulu exprimer les auteurs dont GUYÉNOT a reproduit la pensée et les termes, mais il est injuste de lui reprocher une expression qui ne lui appartient pas.

III. *Il y a décompression et décompression.* — M. RABAUD et Mlle VERRIER se plaignent que GUYÉNOT et PLATTNER leur aient adressé le reproche « d'avoir opéré à des pressions très basses » (*Rev. suisse Zool.* 1938, p. 157). Il convient, en effet, de distinguer deux phases dans la décompression à laquelle se trouve soumis un Poisson.

a) *Dans une première phase*, à partir d'une décompression de 4 à 10 cm. Hg, jusqu'à une décompression de 40 cm. de Hg (50 cm. au maximum), les Poissons physostomes rejettent, par la bouche, de *grosses bulles* de gaz qui s'échappent lentement, *une à une*, sur le rythme d'une bulle environ par centimètre de décompression, celle-ci s'effectuant en 15 à 30 minutes. La quantité de gaz ainsi émise a été mesurée. Après retour à la pression normale, la vessie se montre en partie vidée (examen direct, radiographies).

Si l'on répète l'expérience sur un Poisson dont le canal pneumatique a été lié ou sur un Physocliste, les animaux, dans les mêmes conditions, ne rejettent pas une seule bulle de gaz et l'appareil à mesure indique zéro. Après le retour à la pression normale, la vessie n'a subi aucune réduction de volume (examen direct, radiographies).

La comparaison des deux séries d'expériences ne comporte qu'une seule conclusion: *le gaz rejeté dans ces conditions vient de la vessie natatoire et s'est échappé par le canal pneumatique.* Aucune subtilité ne peut entamer cette certitude.

b) *Si l'on poursuit la décompression au delà de 40 à 50 cm. Hg*, on voit se produire un autre phénomène qui n'a plus aucun rapport avec le fonctionnement de la vessie natatoire. Les gaz de l'eau sont extraits et de fines bulles se dégagent sur toute la surface du Poisson, au niveau de la peau, des nageoires, des ouïes, de la bouche.

Ce sont, comme l'ont si souvent noté M. Rabaud et Mlle Verrier, dans leurs expériences, des « bouffées de fines bulles ». Cette libération des gaz dissous se fait aussi au contact de n'importe quelle surface. C'est surtout aux gaz dissous dans l'eau qu'il faut rapporter cette émission, car elle n'a plus lieu si l'eau a été bouillie ou préalablement privée de ses gaz par un autre procédé [1]. M. Rabaud et Mlle Verrier paraissent croire que ces bulles proviennent des gaz du sang et des tissus des Poissons, mais ils n'en apportent aucune preuve.

La distinction entre ces deux phases de la décompression est capitale: pendant la première, c'est la vessie seule qui est le centre d'émission des gaz; pendant la seconde, le fonctionnement de la vessie est masqué par un phénomène parasite, l'extraction des gaz dissous. Bien que nous ayons insisté à plusieurs reprises sur cette distinction fondamentale dont la méconnaissance est la cause principale de leurs erreurs, M. Rabaud et Mlle Verrier n'ont jamais voulu en reconnaître le bien-fondé. Ils répondent, au contraire, au reproche que nous leur avons fait d'avoir opéré à des pressions trop basses: « Nous opposons les chiffres de nos contradicteurs, qui sont du même ordre de grandeur » (*Rev. suisse Zool.* 1938, p. 157). Cette assertion est rigoureusement inexacte [2].

Voici, en effet, les pressions atteintes par M. Rabaud et Mlle Verrier dans différentes séries d'expériences. Les auteurs indiquent une pression de départ de 776 millimètres. Nous avons calculé, sur cette base, à quelles décompressions correspondent les pressions qu'ils ont notées:

a) *Poissons cystectomisés :*	Pression	Décompression
Mouvements de descente .	176 mm.	— 600 mm.
Immobilité	46 »	— 730 »

[1] A ce sujet, nos contradicteurs croient pouvoir écrire: « Rien d'étonnant que nos Poissons ne se comportent pas comme ceux de MM. Guyénot et Plattner. Les premiers évoluent dans une eau normale, les seconds dans une eau privée de gaz, c'est-à-dire en milieu asphyxique » (*Rev. suisse Zool.*, 1938, p. 157). Cette assertion est inexacte. Nous n'avons utilisé, dans certaines séries, de l'eau privée de gaz que dans un but de contrôle et pour préciser l'origine des fines bulles gazeuses qui se forment. lors des fortes décompressions.

[2] Nous n'avons, en effet, utilisé des dépressions supérieures à 500 millimètres, donc comparables à celles régulièrement atteintes dans leurs expériences par M. Rabaud et Mlle Verrier, que pour en étudier les effets, à titre de comparaison, et pour nous placer dans les conditions mêmes des auteurs. C'est cette comparaison qui nous a précisément permis de déceler l'erreur dont ils avaient été victimes.

b) *Physostomes normaux:*

Immobilité et gonflement .	100 mm.	— 676 mm.
	à 50 »	— 726 »

c) *Poissons normalement sans vessie:*

Immobilité	115 mm.	— 661 mm.
» (Vive)	70 »	— 706 »

Il résulte donc des rares indications fournies par les auteurs que leurs Poissons ont été soumis à des décompressions de 600 à 730 mm., alors que nous avons indiqué la nécessité de ne pas dépasser 400 mm. si l'on veut éviter le dégagement des gaz de l'eau. La critique que nous avons faite demeure entière; elle est fondamentale.

IV. *Entrée de l'air dans la vessie par le canal pneumatique.* — Il y aurait contradiction entre ce qu'à dit, à ce sujet, Guyénot en 1904-09 et ce qu'affirment Guyénot et Plattner en 1938. En présence de cette contradiction flagrante, demandent M. Rabaud et Mlle Verrier, que faut-il choisir « des mesures de 1909 ou des surprenantes radiographies de 1938 ? » (*Rev. suisse de Zool.* 1938, p. 155). La réponse est simple: il faut choisir ce qui est conforme aux faits, si curieux que cela puisse paraître à certains esprits.

En 1904, Guyénot s'était effectivement posé la question de savoir si le canal pneumatique pouvait servir à la pénétration de l'air dans la vessie. Dans ce but, il mesura quelle pression « il fallait établir à l'intérieur du segment œsophagien compris entre deux ligatures, posées de part et d'autre de l'orifice pneumatique, pour que l'air franchisse le sphincter et pénètre dans la partie postérieure du canal ». Sur la Tanche, il avait trouvé qu'il fallait une pression moyenne de 15 cm. Hg pendant la vie et de 2 cm. après la mort. Ne pouvant imaginer par quel mécanisme le Poisson pourrait isoler une bulle d'air dans son pharynx et la soumettre à la pression nécessaire, il en avait conclu que la pénétration d'air était impossible. C'était une erreur.

Lorsqu'en 1938, Plattner obtint les premières radiographies indiquant un remplissage secondaire de la loge vésicale par le canal pneumatique, Guyénot en fut si surpris qu'il jugea utile de répéter lui-même plusieurs séries d'expériences. Il dut s'incliner devant les faits, la conclusion étant indiscutable.

L'opinion à laquelle nous avons été ainsi conduits ne fait d'ailleurs que confirmer les observations d'autres auteurs dont nous ignorions alors les travaux. C'est ainsi qu'Evans et Damant (1928) [1], ayant vidé la vessie d'un *Carassius auratus* par décompression ou ponction, constatèrent que le remplissage de l'organe se fait en quelques heures si le Poisson peut venir en surface avaler de l'air; il faut des jours dans le cas contraire, la sécrétion gazeuse intervenant seule alors. En 1934, Jacobs [2] fit des observations superposables sur des Salmonidés, des Cyprinidés et des Esocidés.

Quant à la critique de M. Rabaud et Mlle Verrier, nous dirons qu'il y a contradiction quand un auteur, raisonnant sur le même matériel de faits, émet deux affirmations inconciliables. Encore, un changement d'interprétation est-il préférable à l'entêtement dans l'erreur dont certains esprits semblent s'être réservé, dans tous les domaines, le monopole. Par contre, lorsqu'à trente ans de distance, on se trouve en présence de *faits nouveaux*, rendus possibles par le perfectionnement de la technique, et qu'un auteur abandonne un ancien point de vue, reconnu inexact, pour conformer son opinion aux connaissances nouvelles, on n'a pas le droit de parler de contradiction. Pareille attitude s'appelle probité scientifique élémentaire. La science n'a jamais progressé autrement.

Comment M. Rabaud et Mlle Verrier concilient-ils d'ailleurs le reproche de contradiction adressé à Guyénot avec leur affirmation que le même auteur n'aurait pas voulu admettre qu'il ait pu se tromper ?

V. *La loge vésicale.* — A en croire Guyénot et Plattner, « il existerait une loge vésicale ». Celle-ci, affirment M. Rabaud et Mlle Verrier, est purement imaginaire. Question de mots et question de faits.

Voyons d'abord les faits. Ceux-ci sont apportés, avant tout, par les radiographies. Mais que peuvent faits et documents contre les idées *a priori* de M. Rabaud et Mlle Verrier ? « On comprend d'autant moins, répondent-ils, que les auteurs aient *pu* radiographier une loge, qu'en l'absence d'une paroi étanche, toute

---

[1] Evans et Damant. *Observations on the physiology of the swim-bladder in Cyprinoid fishes.* Brit. J. exp. Biol., 6, 1928.

[2] W. Jacobs. *Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische III.* Zeits. vergl. Physiol., 20, 1934.

injection d'eau ou de gaz diffuse entre les viscères, ainsi que nous avons pu le constater et *ainsi que logiquement on doit s'y attendre* » (*Rev. suisse Zool.* 1938, p. 156).

Que M. Rabaud et M[lle] Verrier ne comprennent pas, cela n'a aucune importance: la réalité est que les faits ne répondent pas à leur attente, si logique qu'elle leur paraisse. Résumons-les.

1. Après extirpation de la vessie, l'air qui prend la place de l'organe occupe un espace qui correspond, comme forme générale, à celle de la vessie et de ses deux lobes antérieur et postérieur (fig. 2, pl. 4).

2. Quand, au bout de quelques heures, le Poisson cystectomisé à canal perméable déglutit de l'air et l'envoie dans l'espace vésical, la masse d'air prend une forme ressemblant de plus en plus à celle de l'organe extirpé. Plus tard, si le remplissage devient exagéré, on aperçoit sur les radiographies une masse d'air plus ou moins nettement divisée en deux lobes (fig. 3, pl. 4; fig. 13, 14, pl. 8; fig. 16 et 17, pl. 9). Il peut aussi se former de petits diverticules en culs-de-sac (fig. 16 et 17, pl. 9). Même, comme la loge n'a pas de paroi propre, résistante, continue et imperméable, il arrive que de petites masses d'air, traversant la déchirure résultant de la section du canal pneumatique, aillent se loger dans diverses régions de la cavité péritonéale (fig. 3, pl. 4). Notons encore que, quand on a laissé en place l'enveloppe externe nacrée du lobe antérieur, il en résulte un cloisonnement de la masse gazeuse dans cette région (fig. 8 et 9, pl. 6).

3. Sous réserve des modifications que nous venons d'indiquer, la disposition de la pseudo-vessie, correspondant approximativement à la forme de la vessie elle-même, s'observe même après plus d'un mois (fig. 14, pl. 8 et fig. 17, pl. 9). Nous l'avons retrouvée en octobre sur des Poissons ayant subi en juillet la cystectomie.

4. Quand, après la cystectomie, on a remplacé l'air de la pseudo-vessie par de l'eau salée et que, 24 à 48 heures après, le Poisson à canal perméable remplit à nouveau d'air sa loge vésicale, la masse gazeuse présente la même disposition que la pseudo-vessie primitive.

5. Enfin, quand on a pratiqué la cystectomie avec ligature du canal pneumatique et remplissage à l'eau physiologique de la loge vésicale, on constate que l'intestin présente une météorisation

sur laquelle nous reviendrons. De plus, dans deux cas, il nous est arrivé d'observer, plus d'un mois après l'opération, que l'animal devenait plus léger et flottait à la surface. La radiographie révéla alors la constitution inattendue d'une pseudo-vessie. L'autopsie permit de constater que la ligature du canal pneumatique avait été éliminée et que celui-ci était redevenu perméable. Or, cette pseudo-vessie, reconstituée longtemps après la cystectomie, présentait les mêmes caractères de forme et d'emplacement que la vessie elle-même (fig. 19, pl. 9).

Que conclure de ces faits ? Guyénot et Plattner ont pensé qu'ils indiquaient l'existence d'une loge « définie par la paroi du corps et les reins d'une part, les viscères (intestin, foie, glandes génitales) et les replis péritonéaux qui les suspendent de l'autre ». Notons expressément que les auteurs ne parlent ni de paroi continue, nettement circonscrite, ni de membrane imperméable à l'eau et au gaz. Ajoutons enfin, et nous y reviendrons, que la formation d'une pseudo-vessie ressort nettement des radiographies publiées par M. Rabaud et Mlle Verrier (fig. 22 et 23; planche 11; fig. 2 et 3 des auteurs).

Arrivons maintenant à la discussion byzantine grâce à laquelle on va essayer de transformer une défaite dans le domaine des réalités en une victoire dans celui du verbe. M. Rabaud et Mlle Verrier ont bien voulu reconnaître que de notre description, il « résulte qu'il n'existe aucune paroi continue, nettement circonscrite, imperméable aux gaz et à l'eau ». Nous n'avons, en effet, jamais rien dit de semblable.

Maintenant il s'agit de nous attribuer cette stupidité qui n'a été enfantée que dans le cerveau de nos contradicteurs. Il y a longtemps que le plus âgé des auteurs connaît la recette qu'il a vu appliquer à plusieurs reprises et qui est un chef-d'œuvre de dialectique. Décomposons donc l'opération.

a) Les auteurs n'ont pas dit la stupidité qu'il importe de leur attribuer.

b) Comme ils n'ont pas expressément déclaré que la pseudo-vessie peut à la longue diminuer de volume par résorption, c'est donc qu'ils se figurent que la loge vésicale a des parois imperméables.

c) Dès lors, « qu'ils le veuillent ou non, ils indiquent ainsi, *par prétérition*, qu'une enveloppe résistante empêche, même après cystectomie, tout déplacement des viscères » (1939, p. 7).

d) Du moment que la loge a ainsi une paroi résistante, il n'y a plus qu'à déclarer que ses « parois seraient imperméables à l'eau et aux gaz » pour attribuer à ceux que l'on attaque une absurdité dont il est désormais aisé de triompher bruyamment.

Nous repoussons avec dédain semblable manœuvre et laissons à nos contradicteurs et la technique de la prétérition et la paternité de la bêtise qu'ils tentent en vain de nous attribuer.

Reste la définition du mot loge anatomique. Qui donc a défini semblable loge un espace limité par une paroi résistante, continue, imperméable aux gaz et à l'eau ? Nous posons la question aux anatomistes.

D'ailleurs toute cette discussion autour du sens d'un mot n'a aucun intérêt. *Elle ne suffira pas à détourner l'attention du fait essentiel.* Ce fait, c'est qu'après la cystectomie, la vessie natatoire est remplacée par une masse d'air qui en tient approximativement la place et qui intervient nécessairement dans la densité, l'équilibre et l'attitude du Poisson. Cette masse d'air, que nous avons désignée sous le nom de pseudo-vessie — et dont M. Rabaud et M[lle] Verrier ont nié l'existence — est admirablement décelée par les radiographies. Nos contradicteurs sont bien obligés d'en reconnaître aujourd'hui la réalité puisque la pseudo-vessie se voit parfaitement sur leurs propres radiographies (fig. 22 et 23, pl. 11), si mauvaises soient-elles. Dès lors, leur argumentation, destinée à montrer que la vessie ne sert à rien, et basée sur le comportement des Poissons cystectomisés qui ne différerait pas de celui des Poissons normaux, ne possède plus aucune valeur. Les deux types de Poissons ont, l'un une vessie normale, l'autre une pseudo-vessie, qui jouent un rôle hydrostatique analogue. Cause d'erreur que la simple réflexion et le bon sens auraient permis d'éviter !

VI. *La technique de la cystectomie.* — « Ce qui reste particulièrement obscur, disent M. Rabaud et M[lle] Verrier, dans le mémoire de MM. Guyénot et Plattner, c'est le mode opératoire » (1939, p. 11). Dissipons donc cette obscurité !

Nous opérons à l'air libre, sur le Poisson endormi à l'éther, les ouïes recouvertes de coton mouillé. Opération stérile sous la loupe binoculaire. Incision longitudinale, longue de 4 millimètres environ, *au-dessus* de la ligne latérale, dans la région correspondant

au lobe antérieur (3me à 4me côte). Section d'une côte, dans quelques cas de deux ou trois, si le repère n'était pas exact. Parfois, nous avons utilisé une incision oblique, parallèle à une côte. On tombe directement sur la vessie qui est ponctionnée et en partie vidée. Avec une pince courbe, on saisit le lobe postérieur dégonflé que l'on sort. On lie ou sectionne le canal pneumatique, puis on extirpe le lobe antérieur. La vessie est ainsi extraite d'une seule pièce. Suture.

Voici maintenant, à titre de comparaison, la méthode utilisée par M. Rabaud et Mlle Verrier : « La paroi latérale est incisée sur une longueur d'un centimètre environ, parallèlement à la ligne latérale, à *distance sensiblement égale à la distance entre cette ligne et la ligne médio-ventrale.* Les bords de l'incision et les viscères qui recouvrent la vessie sont écartés avec précaution. La vessie mise à nu est saisie avec des pinces, *dilacérée et retirée par lambeaux.* Les viscères sont *réintroduits* dans la cavité générale; la paroi du corps est suturée ».

Il n'est cependant pas nécessaire de se livrer à cette éviscération. Une incision trop ventrale, la nécessité de sortir les viscères puisqu'ils sont *réintroduits*, l'arrachement de la vessie par *lambeaux*, autant de conditions défavorables qui rompent les connexions anatomiques; il n'est dès lors pas étonnant que les auteurs aient pu mettre si longtemps en doute l'existence d'une loge vésicale, que leurs radiographies 2 et 3 décèlent cependant, dans la mesure où d'exécrables épreuves peuvent montrer quelque chose.

VII. *Injections d'eau salée et masse gazeuse.* — « L'eau, injectée dans le corps du Poisson, disent Guyénot et Plattner, serait résorbée en quelques heures, alors que le gaz persisterait. L'inverse *nous paraîtrait plus vraisemblable* » (*Rev. suisse de Zool.* 1938, p. 158). Malheureusement, la réalité ne se conforme pas toujours aux conceptions de M. Rabaud et Mlle Verrier.

La résorption de l'eau salée (sérum physiologique) est si rapide qu'au bout de 24 heures, il n'en reste plus trace, ainsi que le montre la reconstitution d'une pseudo-vessie gazeuse après cystectomie et remplissage à l'eau salée. Les auteurs sont surpris que le Poisson « supporte, sans dommage, une injection d'eau salée dans la cavité générale ». Argument stupéfiant ! M. Rabaud et Mlle Verrier ignorent-ils donc que l'injection intrapéritonéale de sérum physio-

logique, pur ou tenant diverses substances en dissolution, est d'une pratique courante en physiologie, en bactériologie, en médecine expérimentale, en endocrinologie ? Ne savent-ils pas que la résorption des liquides injectés dans le péritoine est beaucoup plus rapide qu'après injection sous-cutanée ?

Il leur semble *vraisemblable* que l'air devrait être résorbé plus vite que l'eau salée. C'est inexact. Eux-mêmes donnent la radiographie d'une pseudo-vessie *15 jours après* l'opération. La masse gazeuse, certes, a diminué, mais s'il s'était agi d'eau salée, il n'y en aurait plus eu trace dès le lendemain. La résorption des gaz est très lente. Ce n'est que tous les 15 jours que l'on insuffle, par précaution, les porteurs de pneumothorax. Il en est de même des poches gazeuses dont on provoque maintenant la formation dans les péritonites tuberculeuses.

Nous n'avons jamais prétendu qu'une pseudo-vessie formée après cystectomie devait être éternelle. Il n'est pas douteux que si le canal pneumatique a été lié, la masse d'air enfermée et non renouvelée se trouve lentement résorbée, mais il faut pour cela des semaines. Par contre, si le canal pneumatique est perméable ou le redevient, et si le Poisson est à même de venir avaler de l'air à la surface, l'animal entretient la masse gazeuse qui remplit sa loge vésicale et cela pendant des mois, hors le cas d'infection. Il arrive même que le Poisson avale trop d'air et flotte alors à la surface.

VIII. *Evaluation de la pression en minutes.* — « MM. Guyénot et Plattner s'étonnent que nous ayons exprimé en minutes des *différences* de pression. Cette imputation n'est pas moins fausse ». (*Revue suisse Zool.* 1938, p. 157).

Nous avons dit qu'il était important de connaître exactement la pression à chaque instant et qu'il était extraordinaire que M. Rabaud et M[lle] Verrier « aient cru devoir exprimer, au moins dans certaines séries, cette pression en minutes ».

Sans doute, les auteurs nous préviennent qu'avec leur trompe à eau, « la pression primitivement de 776 millimètres descend à 200 millimètres en 30 minutes ». Quiconque s'est servi d'une trompe à eau sait, par contre, que la courbe de la chute de pression n'est pas rectiligne: la décompression très rapide au début se poursuit de plus en plus lente. Le temps écoulé ne donne donc aucune indication valable.

Ceci dit, nous lisons: « *Pendant les cinq premières minutes*, le Poisson ne réagit en aucune manière, puis (quelle minute? quelle pression ?) il manifeste une agitation croissante » (1934, p. 213). Un peu plus loin: « Nous avons toujours observé, *pendant les premières minutes*, une indifférence complète du Poisson » (1934, p. 214). Bel exemple d'imprécision ! Nous répétons notre question: puisque les auteurs disposaient, disent-ils, d'un manomètre, que n'en ont-ils lu les indications plutôt que celle de leur pendule ?

IX. *Critique reposant sur une incompréhension totale d'une expérience.* — « La figure B de la planche 1 du mémoire de ces auteurs, disent M. Rabaud et Mlle Verrier, présente une Tanche soumise à la décompression et à vessie partiellement vidée et très diminuée de volume. Ce fait capital — que nous avons les premiers mis en évidence (*Bull. biol.* 1935) — montre que la vessie natatoire se comporte à l'inverse de la théorie de Moreau, Charbonnel-Salle et adoptée par Guyénot. Au lieu d'augmenter de volume pour abaisser la densité du Poisson et lui faire acquérir un « plan d'équilibre », elle diminue ! Une fois de plus et sans s'en douter, M. Guyénot montre l'opposition entre les faits et sa propre théorie, et, sur ce point, confirme la nôtre sans l'avouer » (*Rev. suisse Zool.*, p. 159).

Si les auteurs avaient réfléchi et cherché à comprendre au lieu de prêter si généreusement à leurs contradicteurs une nouvelle absurdité, ils se seraient rendu compte que leur critique n'avait aucun sens. Que montrent, en effet, les deux radiographies A et B de la planche 1 de notre mémoire ?

La première, A, montre une Tanche normale avec sa vessie bien pleine et est accompagnée de cette légende « Radiographie d'une Tanche *(Cyprinus tinca)*, avant toute expérience, montrant avec netteté les deux lobes de la vessie natatoire ».

La seconde, B, représente « le même animal, après qu'il a été soumis à la décompression et que sa vessie s'est partiellement vidée ». On voit, en effet, que les deux lobes de la vessie sont affaissés et que le volume de l'organe est réduit de plus de moitié.

Le sens de cette expérience est donc bien clair. Le Poisson a été soumis à une décompression pendant laquelle il a rejeté, une à une, par la bouche, de grosses bulles de gaz venant de sa vessie. Après que l'animal a été ramené à la pression normale, il est

aussitôt radiographié et l'on constate que sa vessie est plus qu'à demi vidée. Ce document prouve, une fois de plus, comme n'ont cessé de le soutenir Moreau, Guyénot, Meierhans, Plattner et tant d'autres, que le gaz rejeté, pendant une décompression moyenne, vient de la vessie et sort par le canal pneumatique.

Comment dès lors M. Rabaud et Mlle Verrier peuvent-ils y voir un fait en contradiction avec les interprétations de Moreau, Charbonnel-Salle et Guyénot ? Les auteurs auraient-ils confondu deux sortes d'expériences qui n'ont entre elles aucun rapport; confusion grave car elle indiquerait qu'ils n'ont rien compris aux travaux de leurs devanciers.

a) Si, en effet, l'on fait vivre un Poisson à une plus grande profondeur, sa vessie, supportant une pression plus élevée, diminue de volume, et l'animal devient plus dense. Moreau a montré que, dans ces conditions, il se fait lentement, en plusieurs jours, une sécrétion qui augmente la masse gazeuse de la vessie, en accroît le volume et rétablit ainsi l'équilibre qui avait été rompu. C'est dans ce cas que l'on peut dire que, d'après la théorie de Moreau, la vessie « augmente de volume, *pour* abaisser la densité du Poisson et lui faire acquérir un plan d'équilibre ». Mais c'est *quand la pression est augmentée et non quand elle est diminuée; c'est une réaction lente qui s'effectue en plusieurs jours ou semaines et non en quelques minutes.*

b) Si, au contraire, le Poisson est soumis à une diminution de pression, la masse gazeuse tend à se dilater. Mais, chez les Poissons physostomes, cette augmentation de volume est aussitôt compensée par le rejet de bulles gazeuses. La « théorie » de Moreau, qui n'est que la simple expression des faits, enseigne donc qu'après la décompression, le volume de la vessie est diminué et non pas augmenté et que la densité est accrue et non pas abaissée. Le sens de la critique formulée par M. Rabaud et Mlle Verrier nous échappe entièrement.

X. *A propos du principe d'Archimède.* — Nous avons soutenu et prouvé qu'après la cystectomie, l'espace occupé par la vessie est rempli par de l'air et que la formation d'une pseudo-vessie, intervenant nécessairement dans la densité du Poisson, explique l'erreur de Gouriet, puis de M. Rabaud et Mlle Verrier, d'après

lesquels l'ablation de l'organe ne change ni l'attitude ni l'équilibre des animaux.

Les radiographies, après les dissections sous l'eau de MEIERHANS, ont mis hors de doute la formation de la pseudo-vessie, niée par M. RABAUD et Mlle VERRIER. Depuis, ceux-ci ont obtenu eux-mêmes des radiographies (fig. 22 et 23, pl. 11 ; fig. 2 et 3 de leur mémoire) qui montrent nettement cette pseudo-vessie. Ils reconnaissent maintenant qu' « après la cystectomie l'espace laissé libre par la vessie demeure béant ; il a même peu changé au bout de 24 heures ». Nous enregistrons cet aveu, bien que les auteurs ajoutent deux lignes plus loin, à propos de l'air remplissant l'espace vésical, qu' « à aucun moment il ne supplée à la vessie absente » ! Serait-ce donc de l'air lourd ?

Alors que M. RABAUD et Mlle VERRIER niaient l'existence de la pseudo-vessie, PLATTNER, pour montrer la part revenant, dans la densité du Poisson, à cette poche d'air, remplissait la loge vésicale avec de l'eau salée. Le Poisson, n'ayant plus son flotteur, demeurait au fond, très alourdi pendant plusieurs jours si on l'empêchait de venir gober de l'air à la surface. A cette constatation, M. RABAUD et Mlle VERRIER objectèrent que c'était l'eau injectée qui alourdissait le Poisson. Pas pour longtemps en tout cas, puisque la résorption du sérum physiologique est achevée en quelques heures !

Dans la discussion de cette objection, M. RABAUD et Mlle VERRIER s'efforcèrent, selon un procédé connu, de nous prêter une bêtise qui ne nous appartient pas. Peut-être n'avons-nous pas été assez clairs ? Nous allons nous efforcer de l'être davantage. De deux choses l'une :

a) Ou bien, M. RABAUD et Mlle VERRIER reconnaissent qu'après la cystectomie, l'espace vésical est plein d'air et que c'est pour cette raison qu'ils ont observé le comportement sur lequel ils se basent pour affirmer que la vessie ne joue aucun rôle hydrostatique. Il est dès lors évident que le remplacement de l'air inclus, par de l'eau salée, alourdit le Poisson, encore qu'il faille rechercher si, dans cet alourdissement, eu égard aux densités comparées du corps du Poisson, de l'eau et de l'air, ce n'est pas la perte d'air, plus que l'addition d'eau, qui joue le rôle principal.

b) Mais, M. RABAUD et Mlle VERRIER niaient, à l'époque, l'existence de la pseudo-vessie. Pour eux, l'espace précédemment occupé

par la vessie, était donc vide, ou pour mieux dire *virtuel*, grâce au déplacement des organes. Bien que les auteurs aient prétendu que les parois du corps du Poisson sont rigides, à la façon de celles d'un sous-marin, ce qui est une erreur, l'absence de pseudo-vessie entraînerait nécessairement une réduction du volume total du corps de l'animal, par rapport à ce qu'était ce volume avant la cystectomie.

Dès lors, si dans un Poisson *ainsi réduit de volume et dont l'emplacement de la vessie est devenu virtuel*, nous injectons deux centimètres d'eau, le volume augmentera (sous réserve d'émission d'urine, de matières fécales et d'eau contenue dans le tube digestif) de deux centimètres cubes. Faisant intervenir le principe d'Archimède, nous avons affirmé que ces deux centimètres cubes supplémentaires étant occupés par de l'eau, la densité du Poisson dans l'eau n'en était pas augmentée.

Comme c'est dans cette dernière alternative que s'étaient placés M. Rabaud et Mlle Verrier, puisqu'ils niaient l'existence d'une pseudo-vessie et insistent encore aujourd'hui sur le déplacement d'organes qui se produirait, rendant virtuel l'espace de la vessie, ils n'étaient pas en droit de prétendre que l'injection d'eau alourdissait le Poisson.

Il est vrai que dans leur critique M. Rabaud et Mlle Verrier nous opposent ceci: « Et comme, en raison de sa rigidité, la paroi latéro-dorsale du corps ne s'affaisse nullement, *le volume des Poissons opérés reste le même;* par suite, l'eau pèse de tout son poids, la densité augmente... ». Mais qui donc a prétendu que le volume ne changeait pas en raison de la rigidité des parois ? Ce ne sont pas, en tout cas, Guyénot et Plattner qui ont, au contraire, formulé cette critique: « Tout d'abord les parois du corps d'un Poisson ne sont pas rigides » !

Nous nous trouvons une fois de plus en présence d'un procédé de discussion que nos lecteurs commencent à connaître. On glisse dans la démonstration une erreur qui ne nous appartient pas, qui fausse complètement le sens de ce que nous avons dit, après quoi il devient évident que nous avons écrit une stupidité. Nous laisserons à leurs auteurs légitimes l'opinion qui consiste, contrairement aux données numériques que l'un de nous publiera dans un autre travail, à prétendre que les Poissons ont une paroi rigide et un volume invariable.

II. Les documents radiographiques.

Notre réponse aux regrettables insinuations de M. Rabaud et Mlle Verrier à l'égard de la sincérité de notre documentation radiographique tiendra dans la publication de la lettre qui nous a été adressée par M. M. Gysin, Professeur de minéralogie à l'Université, Président de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève et qui contient le rapport de la Commission d'expertise et de contrôle que le Comité de la Société a bien voulu constituer.

Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

« Sur la demande de M. le Professeur Guyénot, le Comité de la Société de Physique a désigné une Commission chargée d'examiner la sincérité des documents photographiques publiés par MM. Guyénot et Plattner dans leur mémoire intitulé: « Recherches sur la vessie natatoire des Poissons ». Cette Commission comprenait les personnes suivantes:

M. le Dr F. Berthoud, médecin radiologue, à Genève.
M. L. Molly, photographe, à Genève.
M. le Dr A. Perrier, médecin-dentiste, à Genève.
M. le Dr J. Weiglé, professeur de physique à l'Université de Genève.

« La Commission était présidée par M. le professeur M. Gysin, président de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

Rapport de la Commission.

« MM. Guyénot et Plattner nous ont remis aux fins d'expertise:

a) 10 films constituant les radiographies négatives de Poissons, au moyen desquels ils ont obtenu les figures reproduites dans les planches 1 à 3 (fig. A à J) de leur mémoire intitulé « Recherches sur la vessie natatoire des Poissons. I. Ligature du canal pneumatique et cystectomie de Poissons physostomes », publié dans la *Revue suisse de Zoologie*, T. 45, nº 19, octobre 1938.

b) Les tirages positifs correspondants effectués par la firme Photo-Echange et qui furent utilisés pour la reproduction.

c) Les épreuves des planches.

d) Des exemplaires du mémoire contenant les planches définitives.

« La Commission a fait les constatations suivantes:

1. En ce qui concerne les films, que ceux-ci sont des films à double couche, de format 13 × 18, qu'ils portent des chiffres obtenus au moyen des numéros de plomb d'usage courant en radiologie et qu'ils ne présentent *aucune trace de retouche.*

2. En ce qui concerne les figures publiées dans le mémoire de MM. Guyénot et Plattner, que celles-ci sont la *reproduction fidèle et authentique* des négatifs soumis à notre examen.

3. Cependant, comme on pourrait imaginer que les films examinés ne constituent pas des radiographies originales, mais des négatifs de seconde main, obtenus en photographiant des positifs retouchés, la Commission s'est transportée à la Station de Zoologie expérimentale, en vue d'effectuer les expériences de contrôle réclamées par MM. Guyénot et Plattner. La Commission a suivi et contrôlé trois séries d'expériences:

a) Une Tanche normale, anesthésiée à l'éther, a d'abord été radiographiée par les soins de la Commission (fig. SPHNG 1) en prenant toutes les précautions nécessaires (radiographies tirées par les commissaires sur films apportés, mis en châssis et développés par eux). M. Plattner pratiqua ensuite devant les commissaires la cystectomie sans ligature du canal pneumatique. L'animal fut alors radiographié à nouveau par la Commission immédiatement après l'opération (fig. SPHNG 2), puis après le réveil de l'animal (fig. SPHNG 5), enfin au bout de 8 jours (fig. 8) [1]. Ces opérations ont été répétées quelques jours plus tard sur une seconde Tanche sous le contrôle de M. le Dr Berthoud, mandaté à cet effet par la Commission; les radiographies prises et développées par le commissaire sont numérotées comme suit: Tanche avant l'opération: fig. SP 1 [2]; le même animal une heure après la cystectomie: fig. SP 2 [3]; le même animal 24 heures après l'opération: fig. 3 [4].

b) Une Tanche, ayant été radiographiée avant toute opération (fig. SPHNG 3), fut ensuite cystectomisée sans ligature du canal

[1] Voir fig. 9, pl. 6.
[2] Voir fig. 1, pl. 4.
[3] Voir fig. 2, pl. 4.
[4] Voir fig. 3, pl. 4.

pneumatique sous les yeux des commissaires; après quoi l'opérateur introduisit du sérum physiologique dans la loge résultant de l'extraction de l'organe. Une nouvelle radiographie (fig. SPHNG 4) montra que l'air avait été partiellement éliminé. Huit jours plus tard, la loge vésicale s'était entièrement remplie d'air (fig. SP 7) [1]. Cette série d'opérations a été répétée sur un second animal sous le contrôle d'un commissaire; elle a été illustrée par les radiographies suivantes: Tanche avant l'opération: fig. 4 [2]. Le même animal après cystectomie et remplacement de l'air de la pseudo-vessie par du sérum physiologique: fig. 5 [3]. Le même animal après 24 heures, début du remplissage de l'espace vésical par de l'air: fig. 6 [4]. Le même animal après 48 heures, remplissage d'air plus accentué: fig. SP 6 B [5].

c) Une Tanche après radiographie préalable (fig. SPG 7) [6], subit devant le commissaire mandaté la cystectomie suivie du remplissage à l'eau salée avec ligature du canal pneumatique. Une radiographie fut alors faite: fig. SPG 8 [7]. Le lendemain une nouvelle radiographie montra que la région vésicale était toujours dépourvue d'air, mais que l'intestin était fortement météorisé: fig. SPG 9 [8].

« En dehors de ces résultats particuliers, nous avons pu constater que les radiographies obtenues par les commissaires présentent les mêmes caractères de netteté des détails que les films soumis à notre expertise par MM. Guyénot et Plattner, *qu'il y a donc toutes raisons de considérer ces films comme d'authentiques radiographies obtenues et reproduites sans aucune retouche ni surimpression.*

« La Commission donne mandat à son Président, M. Gysin, pour apposer au nom de la Commission sa signature sur les photographies effectuées au cours de ces expériences. Elle autorise MM. Guyénot et Plattner à utiliser le présent rapport et à le publier.

Genève, le 27 mars 1939.

Les commissaires :
M. Gysin; F. Berthoud;
L. Molly; A. Perrier.

P.S. — M. le professeur Weiglé ayant dû partir en Amérique avant la rédaction du présent rapport, il n'a pu y apposer sa

---

[1] Voir fig. 8, pl. 6.
[2] Voir fig. 4, pl. 5.
[3] Voir fig. 5, pl. 5.
[4] Voir fig. 6, pl. 5.
[5] Voir fig. 7, pl. 5.
[6] Voir fig. 10, pl. 7.
[7] Voir fig. 11, pl. 7.
[8] Voir fig. 12, pl. 7.

signature, mais il a prié le Président d'exprimer en son nom son parfait accord avec les autres commissaires en ce qui concerne la sincérité des films de MM. Guyénot et Plattner.

Le Président:
M. Gysin.

Quelques commentaires.

Les expériences contrôlées par les commissaires appartiennent à trois séries.

I. *Cystectomie simple sans ligature du canal pneumatique.* — Les radiographies effectuées par la Commission montrent qu'une Tanche normale (fig. 1, pl. 4), après avoir subi l'extraction de la vessie natatoire, renferme une masse d'air ayant approximativement la forme de l'organe enlevé et que nous avons désignée sous le nom de pseudo-vessie (fig. 2, pl. 4). Le lendemain, si l'animal est en bonne santé et s'est trouvé à même de gagner la surface où il capte des bulles d'air, ainsi que le montre l'observation directe, la pseudo-vessie a augmenté de volume (fig. 3, pl. 4). Dans le cas reproduit (fig. 3), le remplissage a atteint un tel degré que des bulles d'air ont passé dans la cavité générale. C'est là une situation exceptionnelle que nous n'avons rencontrée que dans deux cas. Il en résulte clairement que l'espace occupé préalablement par la vessie, s'il constitue une loge, n'est pas défini pour autant par une paroi limitante, continue, résistante et imperméable aux gaz. Cependant, dans l'immense majorité des cas, l'air qui a pénétré pendant l'opération ou, plus tard, par le moyen du canal pneumatique, constitue une masse à contours définis, non répandue par diffusion dans la cavité péritonéale, ainsi que le montrent, même après plus d'un mois, nos radiographies personnelles (fig. 14 et 15, pl. 8; fig. 17, pl. 9).

Nos affirmations relatives à la formation d'une pseudo-vessie après cystectomie ont donc été confirmées.

II. *Cystectomie sans ligature du canal et remplissage de la loge par du sérum physiologique.* — Les radiographies effectuées par les commissaires montrent qu'un Poisson normal (fig. 4, pl. 5), après qu'il a subi la cystectomie, sans ligature du canal pneumatique, mais suivie d'un remplissage de la loge vésicale par de l'eau physio-

logique, ne présente, abstraction faite d'une ou deux bulles résiduelles, plus trace de la pseudo-vessie qui se forme habituellement (fig. 5, pl. 5). Cependant, au bout d'un temps qui varie avec l'état de vigueur de l'animal, ce dernier capte de l'air à la surface et, par le moyen de son canal pneumatique, reconstitue une pseudo-vessie. Dans le cas des deux animaux suivis par les commissaires, l'un avait déjà, au bout de 24 heures, rempli sa loge vésicale. Le second, par contre, n'effectua ce remplissage que plus lentement, ce qui permit d'en suivre les étapes (fig. 6 et 7, pl. 5). Le premier animal, huit jours après l'opération (fig. 8, pl. 6) offrait encore une pseudo-vessie bien constituée.

Nos affirmations, relatives à la formation secondaire d'une pseudo-vessie, sur Poissons cystectomisés sans ligature du canal et après remplissage de la loge par de l'eau physiologique, sont donc entièrement confirmées.

III. *Cystectomie avec ligature du canal pneumatique et remplissage à l'eau salée.* — Les radiographies effectuées par les commissaires ont porté d'abord sur une Tanche avant toute opération (fig. 10, pl. 7). L'opération avait été difficile au début. Quand la radiographie prise par les commissaires fut développée, nous en comprîmes la raison: la vessie était anormale et le lobe antérieur que nous repérons en premier lieu très petit. Après extraction de la vessie et ligature à la soie du canal pneumatique, la loge fut remplie d'eau physiologique. Une nouvelle radiographie (fig. 11, pl. 7) montra que l'air avait été chassé de la loge vésicale à part deux petites bulles. Le lendemain, une nouvelle radiographie (fig. 12, pl. 7) établissait que l'intestin était complètement rempli d'air. L'animal était d'ailleurs devenu manifestement plus léger ainsi qu'en témoignaient son attitude et ses mouvements.

Nous ajoutons à cette documentation une radiographie personnelle correspondant à la figure 18, planche 9. Il s'agit de la Tanche nº 164 qui subit la cystectomie, avec ligature du canal et remplissage à l'eau salée, le 14 juillet. Une radiographie, faite 24 heures après l'opération et montrant le météorisme intestinal, fut publiée dans notre précédent mémoire (fig. 1, pl. 3). La figure 18 correspond à une deuxième radiographie faite huit jours après l'opération: l' « aérocolie » persistait. Cependant, nous avons vu de tels animaux se dégonfler temporairement par le rejet des gaz accumulés dans leur tube digestif.

Nos affirmations, relatives à la météorisation de l'intestin après cystectomie, ligature du canal pneumatique et remplissage de la loge vésicale par le sérum physiologique, sont donc entièrement confirmées.

Nous ferons remarquer, à ce propos, que la radiographie publiée par M. Rabaud et Mlle Verrier, après que ces auteurs eurent répété notre expérience, laisse deviner un segment de l'intestin et l'une de ses courbures remplis d'air (fig. 25, pl. 11; fig. 6 des auteurs). Maintenant que les faits que nous avons annoncés sont établis sans discussion, M. Rabaud et Mlle Verrier regretteront peut-être — du moins nous l'espérons — d'avoir osé déclarer que les aspects radiographiés ne pouvaient avoir été obtenus que grâce à « une retouche habile » et d'avoir demandé si « c'est pour les besoins de la cause » que nos Poissons étaient atteints de météorisme intestinal.

Nous rappellerons, à ce propos, comme nous l'avons fait dans notre précédent mémoire, que v. Frisch et Stetter[1] (1932) ont observé directement, chez le Vairon, le phénomène que les radiographies nous ont révélé chez la Tanche et le Vengeron. Ayant pratiqué la cystectomie avec ligature du canal pneumatique, ces auteurs ont vu, en effet, les Vairons opérés gagner la surface et y avaler de l'air qui remplit peu à peu leur intestin. Ils ont constaté qu'à mesure que ce remplissage s'effectue, les animaux quittent le fond et nagent avec plus d'aisance. Nous ne pouvons que confirmer cette observation.

La trace des sections opératoires.

M. Rabaud et Mlle Verrier déclarent: « *Nous avons en vain cherché sur les radiographies les traces d'une incision* » (1939, p. 11). Après avoir envisagé l'hypothèse d'une opération par voie ventrale, ils ajoutent: « *Nous nous abstenons de conclure* ». Toujours la même méthode !

Sans doute, n'ayant pas prévu que nos documents pourraient être traités de faux, nous n'avons pas songé, en choisissant parmi nos radiographies celles qu'il paraissait utile de reproduire, à nous assurer qu'elles montraient, de façon particulièrement nette, les traces des incisions. Cependant, celles-ci sont parfaitement visibles sur les radiographies G et H (section de l'une des troisièmes côtes) ainsi

---

[1] v. Frisch et Stetter. *Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze.* Zeits. verg. Physiol., 17, 1932.

que sur la radiographie I (section des côtes 2 et 3 du côté gauche). Il est certain que dans les cas où nous avons pratiqué une incision oblique, parallèle à une côte, aucune section ne peut être relevée.

Nous publions de nouvelles radiographies mettant nettement en évidence les côtes sectionnées. Ainsi, une Tanche (fig. 14, pl. 8) a donné une radiographie qui permet de reconnaître une section que nous avons faite volontairement plus longue qu'il n'est nécessaire et qui intéresse quatre côtes. L'agrandissement (fig. 15, pl. 8) rend la chose encore plus visible.

Il peut arriver que la section d'une côte soit visible ou non, selon que la côte opposée se détache de sa congénère ou lui est superposée, dans l'image radiographique. Ainsi, l'animal 166 a fourni deux radiographies, effectuées sept jours (fig. 16, pl. 9) et trente-quatre jours (fig. 17, pl. 9) après la cystectomie. Sur la première et sur l'agrandissement correspondant (fig. 20, pl. 10), la section de la troisième côte gauche ne peut être aperçue, par suite de la superposition de la côte du flanc opposé. Sur la seconde radiographie et sur son agrandissement (fig. 21, pl. 10), l'interruption de la troisième côte est, au contraire, très visible. Nous pensons qu'il est inutile de nous abaisser plus longtemps à réfuter d'absurdes insinuations.

Les radiographies de Rabaud et Verrier

(Planche 11, fig. 22 à 26.)

Nous terminerons par quelques remarques sur les radiographies qu'ont publiées M. Rabaud et Mlle Verrier et qu'ils ont essayé de mettre en parallèle avec les nôtres. Nous reproduisons, à notre tour, cinq ou sept de ces radiographies. La comparaison est instructive. Maintenant qu'il est établi que les radiographies, obtenues par un radiologue professionnel, présentent « *les mêmes caractères de netteté des détails* » que les documents que nous avons publiés, il devient non moins évident que les radiographies de M. Rabaud et Mlle Verrier sont d'une qualité très inférieure. Il n'est donc pas étonnant que leurs images soient plus floues et leurs interprétations douteuses.

Malgré leurs imperfections, elles n'en montrent pas moins l'existence d'une loge vésicale pleine d'air après la cystectomie (fig. 22 et 23, pl. 11 ; fig. 2 et 3 des auteurs), ainsi qu'un intestin

partiellement météorisé (fig. 25, pl. 11; fig. 6 des auteurs). Elles révèlent aussi comment une opération mal faite, par une voie trop ventrale, en rompant les connexions anatomiques et les brides péritonéales, aboutit à une répartition anormale de l'air dans la cavité générale (fig. 24, pl. 11; fig. 4 des auteurs). Enfin, leur figure 7 (fig. 26, pl. 11) indique bien les effets d'un remplissage à l'eau salée de la loge vésicale; si leur Poisson n'a pas encore avalé d'air au bout de 24 heures, c'est sans doute qu'ils sont tombés sur un des cas exceptionnels que nous avons signalés, où des animaux, malades ou affaiblis par l'opération, et incapables de s'élancer à la surface, n'avalent pas d'air ou ne le font que tardivement.

Une dernière remarque. La comparaison des radiographies publiées par M. RABAUD et Mlle VERRIER avec les images d'une grande netteté que l'on peut obtenir, donne de précieuses indications sur l'imperfection de la technique de nos contradicteurs ainsi que sur leur peu de sens critique à l'égard de leurs propres expériences.

III. ETAT DU PROBLÈME ET THÉORIE DE RABAUD ET VERRIER.

Tous ceux qui connaissent l'œuvre scientifique de M. Et. RABAUD, professeur honoraire à la Sorbonne, ne s'étonneront pas que, dans des mémoires relatifs à la vessie natatoire et portant sa signature, la partie négative soit considérable et l'effort constructeur presque nul et, en tout cas, inconsistant.

Les auteurs croient avoir démoli l'ensemble des données classiques sur le rôle hydrostatique de la vessie natatoire. Si la chose était réelle, ce serait un succès pour la grande école de Biologie négative. Malheureusement, il n'en est rien.

Pour eux, la vessie natatoire n'interviendrait que pour une part minime dans la densité et dans les variations du poids spécifique des Poissons. Le plan d'équilibre, dans lequel les Poissons ont la densité de l'eau, serait une pure invention. Nous laissons provisoirement de côté ces deux problèmes, l'un de nous devant prochainement publier à ce sujet des résultats basés sur des mesures précises.

Nous limiterons cette revue au rôle du canal pneumatique et à l'origine des gaz rejetés par les Poissons physostomes, pendant une décompression modérée. M. RABAUD et Mlle VERRIER ont ainsi résumé leur point de vue: « Soumis à des pressions variées, physo-

clistes, physostomes, physostomes rendus physoclistes, physostomes et plysoclistes cystectomisés et poissons normalement sans vessie se comportent de façon identique... Tous rejettent des gaz par la bouche, ce qui prouve, sans discussion, que ces gaz ne proviennent pas uniquement ni principalement de la vessie natatoire ». Toutes ces affirmations correspondent à autant d'inexactitudes.

Il n'est pas vrai que les physostomes à canal ligaturé se comportent comme les physostomes normaux pendant la décompression. Les seconds rejettent de grosses bulles de gaz tandis que les premiers n'en émettent pas une seule.

Il n'est pas vrai qu'après avoir subi une décompression, les physostomes normaux aient les mêmes attitudes, le même équilibre et la même aptitude à nager que les physostomes dont le canal a été ligaturé. Les premiers, qui ont rejeté de l'air pendant la décompression, sont, après le retour de la pression normale, plus lourds, nagent avec difficulté, retombant dès que cesse l'effort des nageoires. Les seconds, qui n'ont pas rejeté une seule bulle de gaz, conservent, après l'expérience, la même légèreté et la même aisance qu'auparavant.

Il n'est pas vrai que les Poissons cystectomisés rejettent, pendant la décompression, du gaz comme les Poissons normaux. Seuls, ces derniers émettent des bulles gazeuses, tandis que les premiers n'en rejettent pas une seule.

Il n'est pas vrai que les Poissons privés de leur vessie ont la même légèreté que les Poissons normaux, à moins que l'on n'ait pas pris les précautions nécessaires pour éviter la formation d'une pseudo-vessie et son remplissage ultérieur.

La question est jugée, parce que la conception exacte du rôle hydrostatique de la vessie et du fonctionnement du canal pneumatique repose sur des observations directes, sur des mesures des quantités de gaz dégagées, et sur les nombreux contrôles effectués au moyen des examens radiographiques.

Quant à la théorie proposée par M. Rabaud et Mlle Verrier, relativement à l'origine du gaz dégagé par les Poissons pendant la décompression, elle est d'une incontestable originalité. Malheureusement, il ne s'agit que d'un roman, témoignant de plus d'imagination que d'esprit scientifique.

Autant que nous ayons pu le comprendre, les explications étant plus que confuses, les auteurs supposent que, lors de la décompression, le gaz contenu dans la vessie natatoire en traverserait les parois. Celles-ci seraient, en effet, plus perméables que le canal pneumatique lui-même. Le gaz intravésical passerait ainsi « dans la cavité générale ».

C'est là une pure invention. Hors le cas d'explosion de la vessie, rien de semblable ne s'observe. Ni les dissections effectuées sous l'eau, ni les radiographies ne montrent, après décompression, la moindre trace de gaz dans la cavité générale. On peut d'ailleurs, ainsi que nous l'avons vérifié à plusieurs reprises, soumettre une vessie, sortie du corps et dont le canal a été lié, à l'action d'une décompression croissante, sans que l'on en voie sortir aucune trace de gaz, à travers la paroi, et sans que le volume de l'organe, après rétablissement de la pression primitive, accuse aucune diminution, à moins qu'il n'y ait eu explosion, bien entendu.

Il est insensé et contraire à l'observation la plus élémentaire de prétendre que la paroi de la vessie natatoire est plus perméable que le canal par lequel du gaz s'échappe déjà, dès que la décompression atteint quelques centimètres. Evans et Damant (1928) ont, de leur côté, établi que le gaz contenu dans la vessie des Cyprinidés a une pression plus élevée que la somme des pressions atmosphérique et hydrostatique, la différence étant d'environ 60 mm. Hg. Ce fait tient à ce que les parois de la vessie sont presque imperméables aux gaz. En effet, les auteurs ont constaté qu'une vessie sortie du Poisson, dont le canal est lié et qui est conservée dans de l'eau salée, garde pendant plusieurs heures sa pression interne caractéristique; celle-ci ne s'abaisse, d'une façon appréciable, qu'au bout de deux ou trois jours, lorsque commence la putréfaction de ses parois. Résultats que M. Rabaud et Mlle Verrier feront bien de méditer à propos de leur expérience « cruciale » de la vessie extériorisée !

Admettons cependant que, contrairement à toute vraisemblance, du gaz de la vessie ait passé dans la cavité générale. Comment va-t-il pouvoir en sortir et se dégager, sous forme de grosses bulles s'échappant de la bouche du Poisson, les unes après les autres, à mesure que la pression s'abaisse ? Mystère et silence.

Sans doute, admettent les auteurs, les gaz passés dans la cavité générale se dissolvent dans le sang et sont ensuite dégagés, avec

ceux du sang et des tissus, au niveau des branchies et de la bouche « principalement ». Lorsqu'une Tanche rejette une dizaine de grosses bulles de gaz, au cours d'une décompression de 12 à 14 cm. Hg seulement, effectuée en cinq minutes, peut-on vraiment croire que le gaz a eu le temps de traverser la paroi de la vessie, de se dissoudre dans le sang et enfin de se dégager au niveau des branchies ? Autant d'invraisemblances. S'il y a du gaz dans la cavité générale, il n'est résorbé que très lentement ainsi que M. Rabaud et Mlle Verrier en ont eu la révélation par leur radiographie d'un Poisson ayant subi depuis 15 jours la cystectomie (fig. 23, pl. 11 ; fig. 3 de leur pl. 1).

D'ailleurs, les auteurs invoquent bien à la légère le dégagement des gaz des tissus et du sang sous l'influence de la décompression. L'extraction des gaz du sang est une opération difficile qui nécessite l'emploi de pompes à mercure spéciales, permettant d'obtenir un vide particulièrement poussé, et qui doit se faire sur du sang chauffé à 60°. C'est une erreur de croire que des décompressions moyennes suffisent à provoquer le dégagement des gaz du sang. S'il en était ainsi, les aviateurs qui s'élèvent à 3.000 ou 4.000 mètres seraient terrassés par des embolies gazeuses.

Rien ne vaut d'ailleurs l'expérience pour se faire une idée saine sur un tel problème. Nous avons soumis à la décompression, sur une cuve à mercure, 4 cm^3 de sang de Cobaye prélevé par ponction du cœur et additionné de 2 cm^3 d'une solution saturée et bouillie de sulfate de soude pour éviter la coagulation. Tant que la décompression ne dépassa pas 60 cm. Hg, le volume du liquide ne subit aucune modification dans l'éprouvette et pas une bulle de gaz ne se forma. La première trace de gaz libre apparut pour une décompression de 63 cm. Hg (soit pour une chute de pression de 727 à 97 mm.). Le dégagement gazeux fut d'ailleurs minime, car, mesuré après retour de la pression normale, il était inférieur à un dixième de centimètre cube. L'expérience témoin, effectuée avec la solution bouillie de sulfate de soude, donna d'ailleurs exactement le même résultat.

Nous avons répété, à deux reprises, cette expérience avec du sang prélevé dans le cœur de Carpes de grosses dimensions. Le mélange de 3 cm^3 de sang + 2 cm^3 de solution saturée et bouillie de sulfate de soude fut soumis, sur cuve à mercure, à la décompression. La pression atmosphérique était de 727 millimètres, la

température de 22° C. Après 60 cent. Hg de dépression, alors que la pression était tombée à 127 mm., il n'y avait pas encore eu dégagement d'une seule bulle de gaz. La décompression fut poussée jusqu'à ce que la pression ne soit plus que de 27 mm. Après retour à la pression normale, on pouvait noter qu'il s'était formé une bulle de gaz inférieure comme volume à un vingtième de centimètre cube!

L'interprétation romanesque proposée par M. Rabaud et Mlle Verrier n'est assise sur aucune preuve; toutes les expériences de contrôle en démontrent l'inexactitude et l'invraisemblance. C'est vraiment aller chercher bien loin l'explication d'un phénomène extraordinairement simple: le vidage d'une vessie par son canal évacuateur !

Conclusions.

I. Des critiques formulées et répétées par M. Rabaud et Mlle Verrier dans une série de notes dont le nombre n'accroît pas la valeur, il ne reste rien. Nous maintenons intégralement toutes nos conclusions. La science, en effet, se construit avec des faits, des résultats expérimentaux bien contrôlés, non avec des mots, des pirouettes ou des raisonnements par prétérition et restriction mentale.

II. Les insinuations inouïes que M. Rabaud et Mlle Verrier n'ont pas craint de formuler, à l'égard des documents radiographiques que nous avons publiés et touchant notre probité scientifique, sont réduites à néant.

III. Considérant que, par l'emploi de procédés inadmissibles et sans aucun fondement, les auteurs précités se sont disqualifiés et volontairement placés en dehors des traditions de la communauté scientifique, nous les avertissons que nous considérerons désormais leurs productions comme nulles et non avenues et que nous nous refusons à continuer une polémique qui ne sert pas les intérêts de la science. Nous n'avons consacré que trop de temps à une discussion oiseuse et répugnante. Nous avons la certitude que l'opinion de nos contemporains est désormais bien assise. Le jugement de la postérité sera certainement plus sévère encore.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 4.

Radiographies exécutées par la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

Fig. 1 (SP 1). — Radiographie d'une Tanche avant toute opération, montrant, avec netteté, les deux lobes de la vessie natatoire.

Fig. 2 (SP 2). — Radiographie du même individu, au réveil, une heure après la cystectomie simple sans ligature du canal pneumatique: on voit que l'air, qui a pris la place de l'organe extirpé, forme une pseudo-vessie.

Fig. 3 (3). — Radiographie du même individu, 24 heures après la cystectomie. L'air dégluti distend la loge vésicale et quelques bulles ont même passé dans la cavité péritonéale.

Planche 5.

Radiographies exécutées par la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

Fig. 4. — Radiographie d'une Tanche avant toute opération.

Fig. 5. — Radiographie du même individu après qu'il a subi la cystectomie sans ligature du canal et que la loge vésicale a été remplie d'eau salée. On n'aperçoit plus qu'une ou deux bulles d'air dans la partie antérieure.

Fig. 6 (SP 6). — Radiographie du même individu, 24 heures après l'opération. L'animal n'a avalé qu'une petite quantité d'air que l'on aperçoit en avant.

Fig. 7 (SP 6 B). — Radiographie du même individu, 48 heures après l'opération. La quantité d'air avalée a fortement augmenté et se trouve répartie sur les emplacements des deux lobes antérieur et postérieur. Cet animal correspond à un cas exceptionnel où le remplissage est lent et partiel. Une radiographie, effectuée un mois après l'opération, a montré la persistance d'une pseudo-vessie semblable à celle de l'animal de la figure 14.

Planche 6.

Radiographies exécutées par la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

Fig. 8 (SP 7). — Radiographie d'une Tanche cystectomisée sans ligature du canal, mais avec remplissage de la loge à l'eau salée; huit jours après l'opération. Une nouvelle pseudo-vessie s'est formée.

Fig. 9 (8). — Radiographie d'une Tanche cystectomisée sans ligature du canal, huit jours après l'opération.

Planche 7.

Radiographies exécutées par la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève.

Fig. 10 (SPG 7). — Radiographie d'une Tanche avant toute opération. Le lobe antérieur est plus petit et le lobe postérieur est plus grand que normalement.

Fig. 11 (SPG 8). — Radiographie du même animal, peu après la cystectomie, accompagnée de ligature du canal pneumatique et de remplissage de la loge à l'eau salée. Il reste deux bulles d'air dans la loge vésicale.

Fig. 12 (SPG 9). — Radiographie du même animal, 24 heures après l'opération. On retrouve les deux petites bulles restées dans la loge. De plus, l'air avalé par le Poisson a passé dans l'intestin qui présente une météorisation considérable.

Planche 8.

Radiographies effectuées par les auteurs.

Fig. 13. — Tanche n° 165, qui a subi la cystectomie sans ligature du canal le 14 juillet. Radiographie effectuée le 21 juillet, sept jours après l'opération. On voit très nettement la pseudo-vessie.

Fig. 14. — Radiographie du même individu, effectuée le 17 août, soit 34 jours après l'opération. La pseudo-vessie s'est parfaitement maintenue; il y a un peu d'air dans l'intestin (le Poisson avait une tendance à flotter à la surface).

Fig. 15. — Agrandissement de la radiographie (fig. 13) du même animal, montrant nettement la section des côtes 2 à 5 du côté gauche.

Planche 9.

Radiographies effectuées par les auteurs.

Fig. 16. — Tanche n° 166, qui a subi la cystectomie sans ligature le 14 juillet. Radiographie effectuée sept jours après, le 21 juillet, montrant la pseudo-vessie avec un petit diverticule postérieur.

Fig. 17. — Radiographie du même individu le 17 août, soit 34 jours après l'opération. La pseudo-vessie a persisté; une tache plus claire correspond à un point d'infection au niveau de l'ancienne suture.

Fig. 18. — Tanche n° 164, qui a subi le 14 juillet la cystectomie avec ligature du canal pneumatique et remplissage de la loge à l'eau salée. Radiographie faite le 21 juillet, sept jours après l'opération. L'air dégluti a passé dans l'intestin qui est fortement météorisé. Une première radiographie de cet individu, effectuée 24 heures après l'opération et montrant une situation tout à fait comparable, a déjà été publiée dans notre précédent mémoire (fig. I; pl. 3).

Fig. 19. — Radiographie du même individu, effectuée le 17 août, soit 34 jours après l'opération. La ligature du canal pneumatique ayant été éliminée, ainsi que l'a montré l'autopsie, l'air dégluti par l'animal a pu venir remplir la loge vésicale. En contre-partie, la météorisation intestinale a disparu.

Planche 10.

Radiographies effectuées par les auteurs.

Fig. 20. — Agrandissement de la radiographie constituant la figure 16 (Tanche n° 166, sept jours après la cystectomie). L'opération a comporté la section de la troisième côte gauche. La trace de cette section est ici masquée par la superposition de la côte droite correspondante (comparer avec la figure suivante).

Fig. 21. — Agrandissement de la radiographie de la figure 17 (même Tanche n° 166, 34 jours après l'opération). La section de la troisième côte, n'étant pas masquée par la projection de la côte opposée, est ici très visible au milieu d'une zone plus claire correspondant à une infection de la paroi (comparer avec la figure précédente).

Planche 11.

Reproduction de cinq des sept radiographies publiées par M. Rabaud *et* Mlle Verrier dans leur mémoire: « Les récentes recherches sur la vessie natatoire. II. Organes réels et organes imaginaires. » Lipschutz, Paris, 1939.

Comparées à celles qui ont été obtenues par la Commission de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève (pl. 4 à 7) et à celles que nous avons publiées dans notre précédent mémoire et que nous publions aujourd'hui (pl. 8 à 10), ces images donnent de précieux renseignements sur la technique des auteurs.

Fig. 22 (fig. 2 des auteurs). — Image d'une pseudo-vessie après cystectomie. « Radiographie d'une Tanche, 24 heures après la cystectomie; opération à l'air libre par voie latérale. Remarquer que l'isthme interlobaire a complètement disparu contrairement à ce que montre la radiographie E de MM. Guyénot et Plattner » (Rabaud et Verrier). L'isthme interlobaire est encore bien visible.

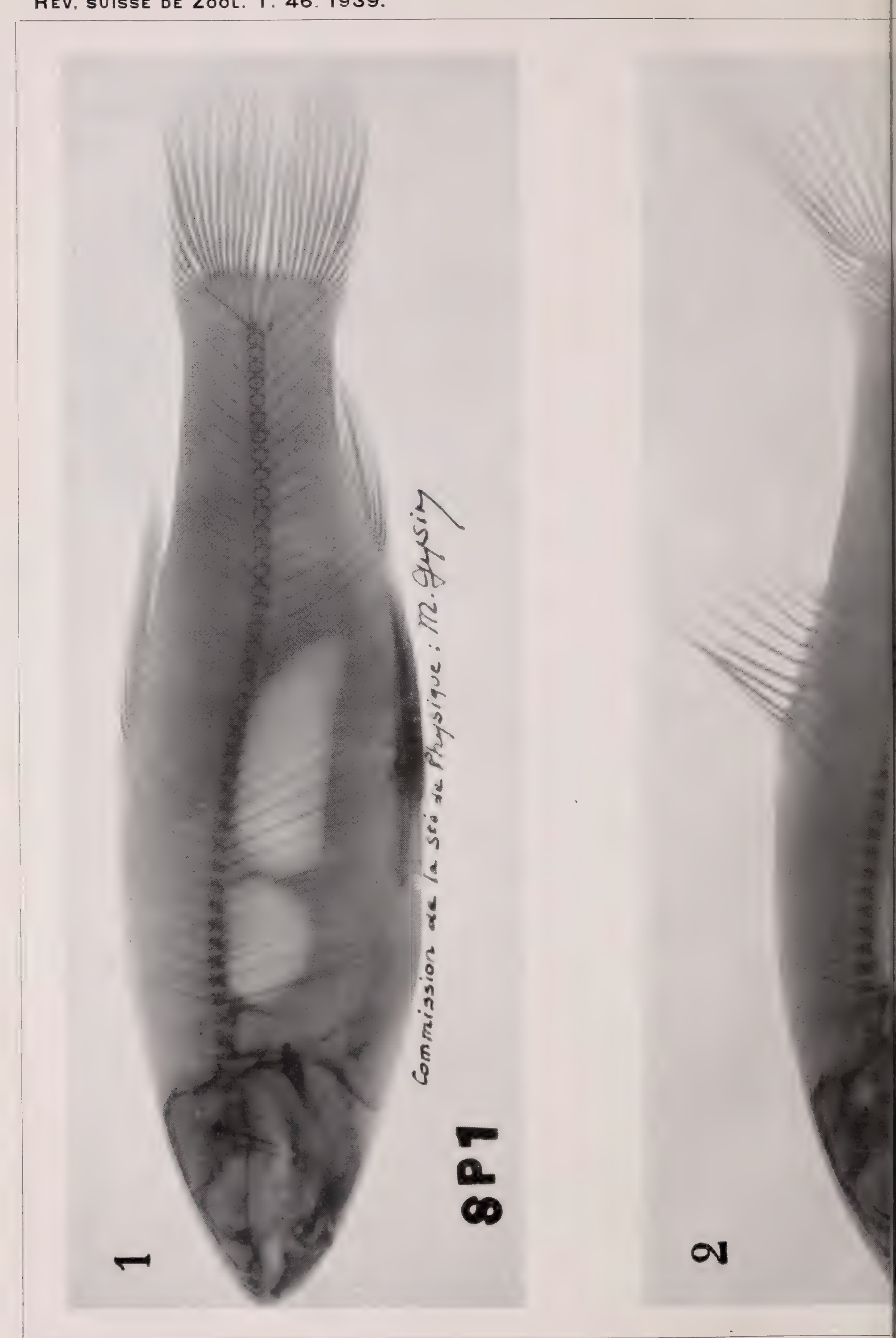
Fig. 23 (fig. 3 des auteurs). — « Radiographie d'une Tanche, 15 jours après la cystectomie; opération à l'air libre par voie latérale. Remarquer la diminution très appréciable de la poche d'air, fait très important que n'indique aucune des radiographies de MM. Guyénot et Plattner » (Rabaud et Verrier). La radiographie montre avec quelle lenteur l'air de la pseudo-vessie se résorbe, puisque, après 15 jours, cette dernière est encore très nette. D'ailleurs, nous ignorons quelle était la pseudo-vessie de ce Poisson, immédiatement après l'opération, aucune autre radiographie du même animal n'étant publiée. Comparer avec les radiographies constituant nos figures 9, 13, 14, 16 et 17, effectuées sept, huit et trente-quatre jours après l'opération.

Fig. 24 (fig. 4 des auteurs). — « Radiographie d'une Tanche 24 heures après la cystectomie par voie ventrale. Les nécessités opératoires entraînent la formation de poches d'air diversement localisées et sans rapport avec la prétendue pseudo-vessie de MM. Guyénot et Plattner. Comparer avec la radiographie E » (Rabaud et Verrier). Tout à fait d'accord, sauf en ce qui concerne l'épithète « *prétendue* » appliquée à la pseudo-vessie. Comparer, en effet, avec les figures 2 et 3 de M. Rabaud et Mlle Verrier, qui mettent nettement en évidence cette pseudo-vessie (fig. 22 et 23).

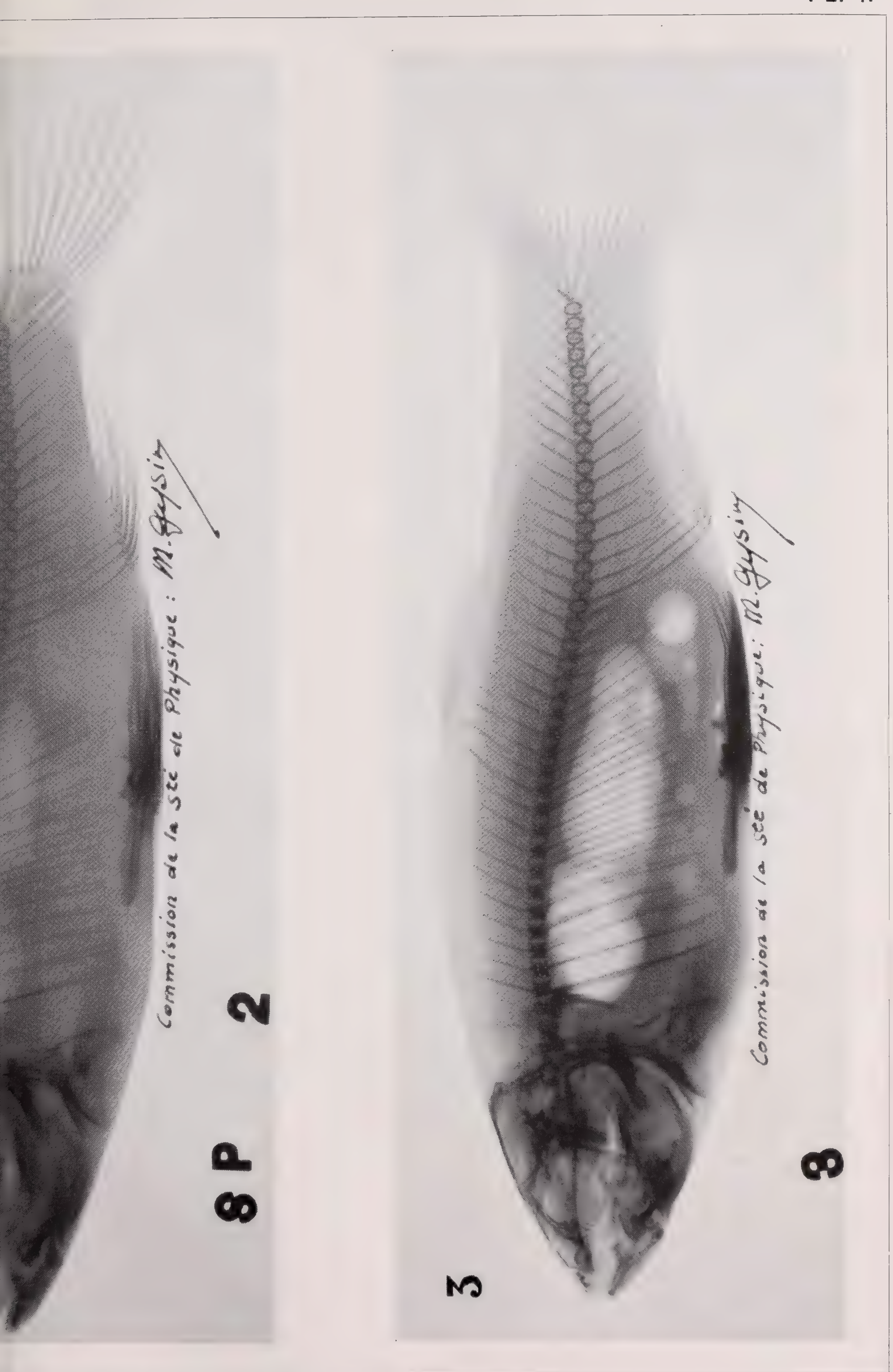
Fig. 25 (fig. 6 des auteurs). — « Radiographie d'une Tanche, 24 heures après cystectomie et injection d'eau physiologique à la place de la vessie. Canal pneumatique ligaturé, opération à l'air libre... Seule, une retouche habile aurait pu donner l'impression d'un tube digestif météorisé » (Rabaud et Verrier). Les auteurs n'ont pas su reconnaître l'intestin et l'une de ses courbures remplis par l'air. Il est vrai que la radiographie est exécrable. Toutefois, son interprétation devient plus aisée à la lumière des radiographies des figures 11 (Commission) et 18 du présent mémoire.

Fig. 26 (fig. 7 des auteurs). — « Radiographie d'une Tanche, 24 heures après cystectomie et injection d'eau physiologique à la place de la vessie natatoire; canal pneumatique ligaturé, opération sous l'eau

physiologique. Ici, on n'aperçoit aucune poche importante de gaz et rien qui rappelle le météorisme intestinal figuré sur la radiographie I de MM. Guyénot et Plattner. La contre-épreuve que constitue cette dernière expérience prouve que, en opérant à l'air libre, on provoque la formation de poches gazeuses de forme et de localisation très diverses, sans le moindre rapport avec une vessie natatoire » (Rabaud et Verrier). L'opération sous l'eau physiologique, bien que ne pouvant être aseptique, donne des résultats superposables à ceux d'un simple remplissage à l'eau salée de la loge vésicale. Ici, il est resté un peu de l'air, provenant de la rupture de la vessie pendant l'opération et que l'on aperçoit en avant. Le météorisme intestinal commence peut-être, à moins qu'il ne s'agisse d'un reste de l'air vésical qui a pénétré, grâce à la mauvaise méthode opératoire des auteurs (section trop ventrale), dans une région ventrale de la cavité générale. Comment après avoir obtenu, par opération à l'air libre, des pseudo-vessies (fig. 22 et 23) qui représentent même ce qu'il y a de plus net dans leurs radiographies, les auteurs peuvent-ils prétendre qu'il se forme, dans ces conditions, des « poches gazeuses de forme et de localisation très diverses, sans le moindre rapport avec une vessie natatoire » ? C'est à eux-mêmes qu'ils donnent un très curieux démenti.



E. GUYÉNOT ET W. PLATT



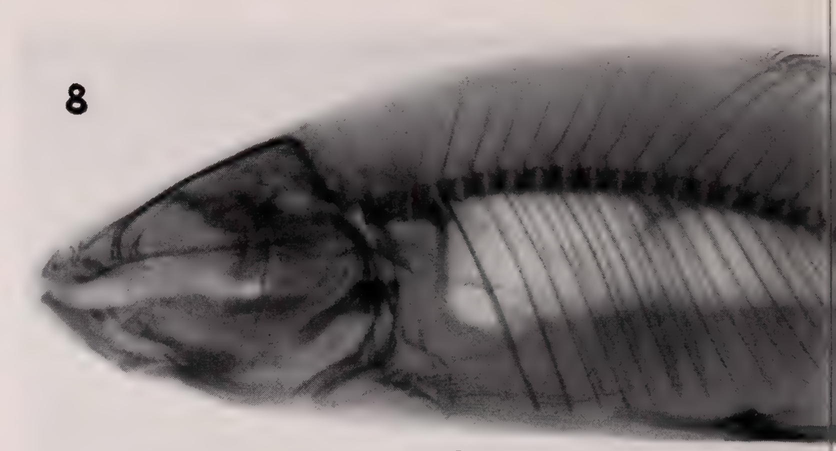
:R. — VESSIE NATATOIRE.


4
4
Commission de la Sté de Physique : M. Gysin
5
5
Commission de la Sté de Physique : M. Gysin



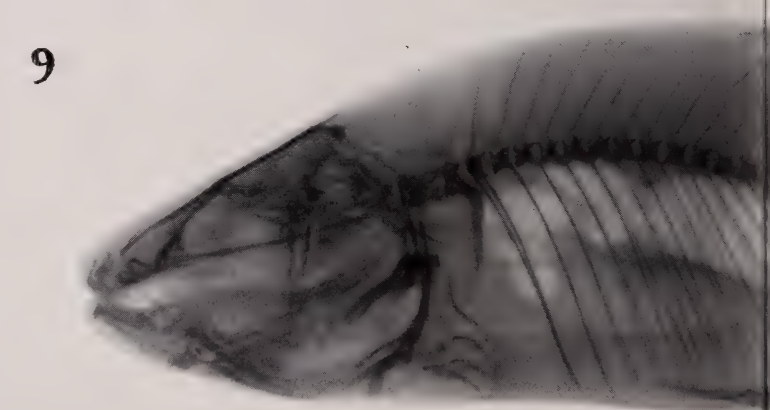
TTER. — VESSIE NATATOIRE.

8



8P7

9







IER. — VESSIE NATATOIRE.


10
SPG 7
Commission de la Ste de Physique:
11

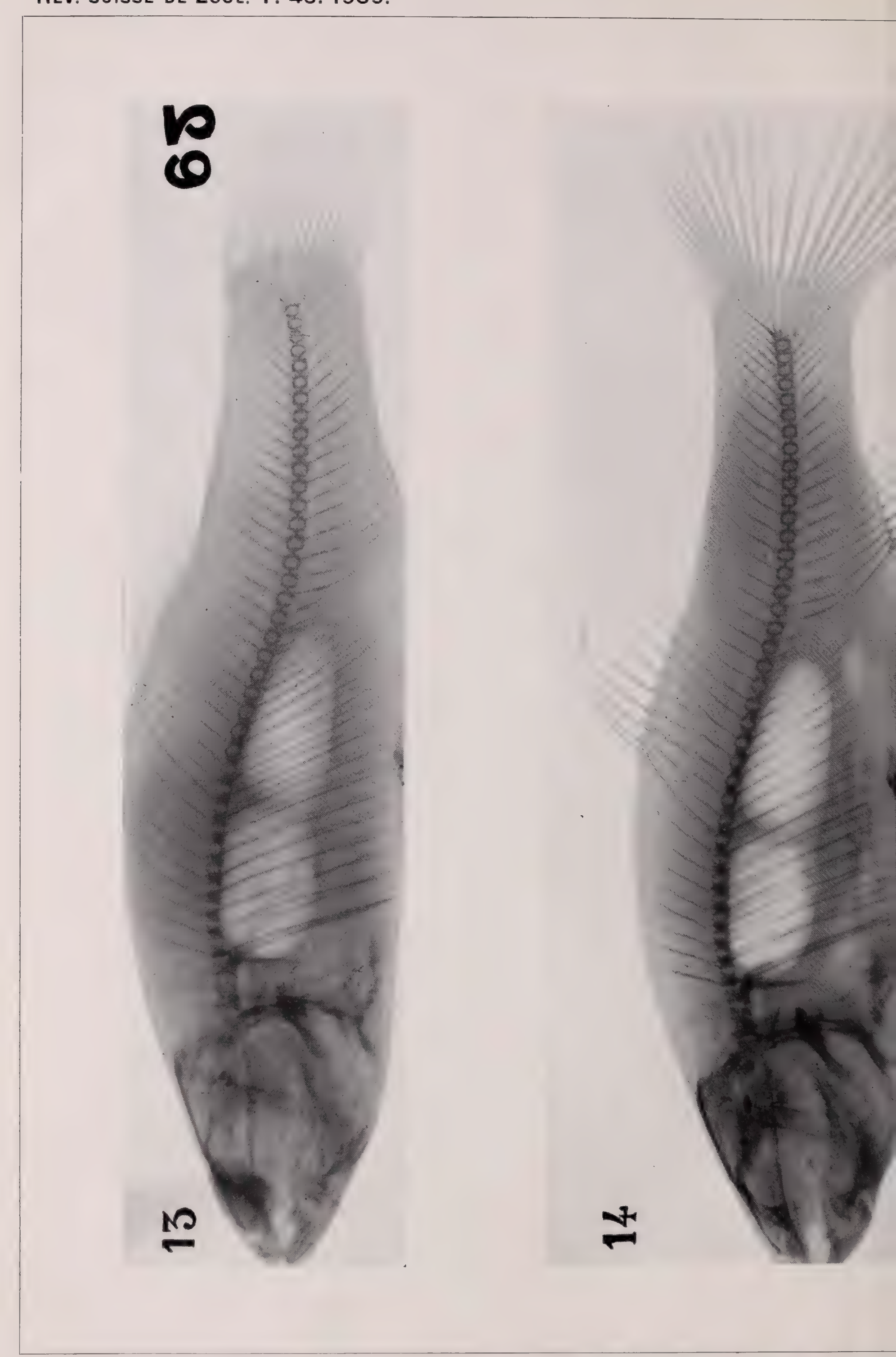
Commission de la Sté de Physique : M. Gysin

SPG 8

12

Commission de la Sté de Physique : M. Gysin

SPG 9


65
13
14


15



E. GUYÉNOT ET W. PLATT

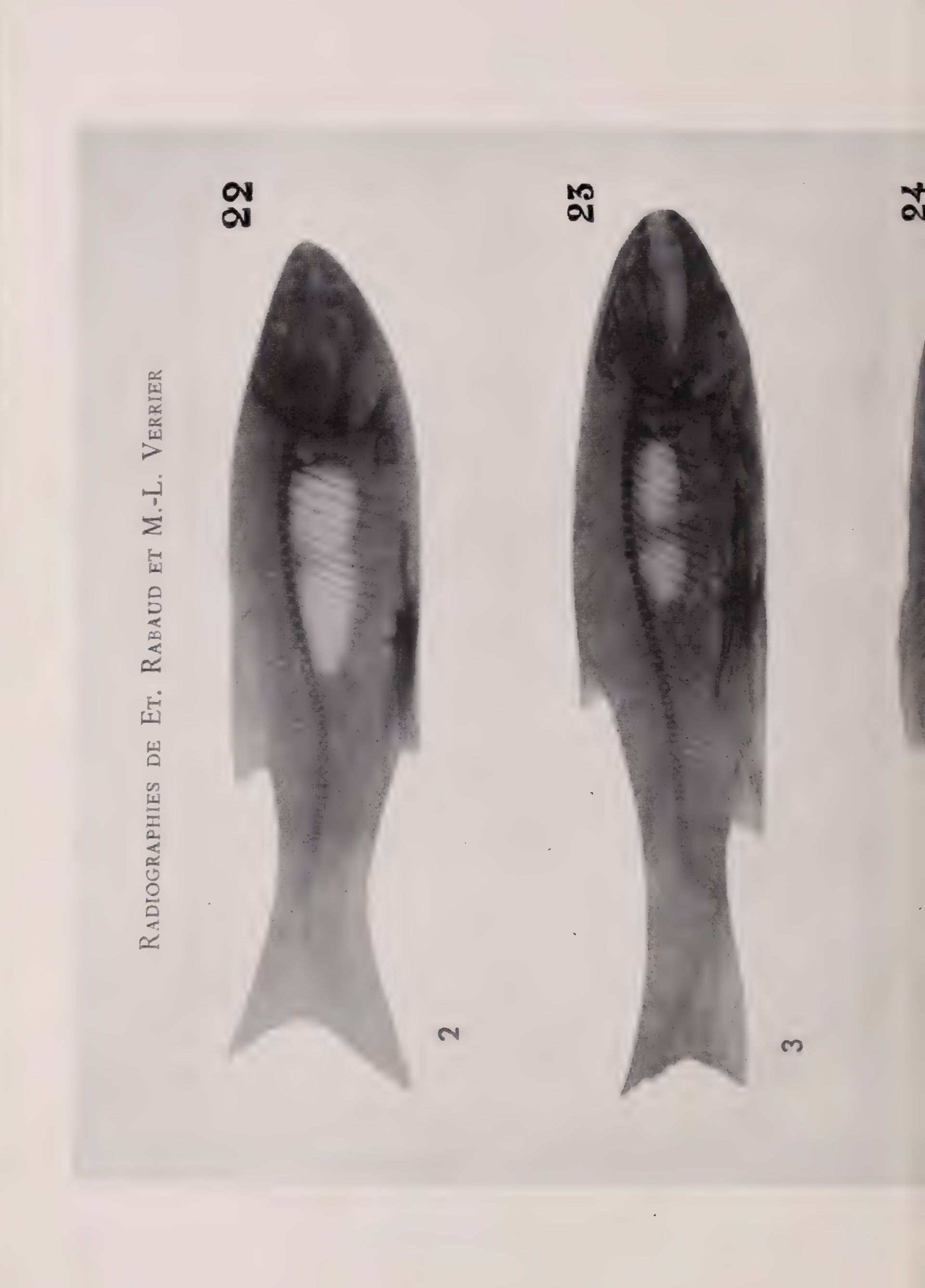

64
18
64
19



E. GUYÉNOT ET W. PLATT



R. — VESSIE NATATOIRE.


RADIOGRAPHIES DE ET. RABAUD ET M.-L. VERRIER
22
23
2
3



…ER. — VESSIE NATATOIRE.

Tome 46, nº 9. — Juin 1939.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BÂLE LES 18 ET 19 MARS 1939.

Sur *Craspedacusta sowerbyi* Lank. et un nouveau Coelentéré d'eau douce, *Calpasoma dactyloptera*, n.g. n.sp.

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

par

O. FUHRMANN
Neuchâtel.

Avec 5 figures dans le texte.

Dans plusieurs aquariums du Laboratoire de zoologie, plantés de *Myriophyllum*, nous avons découvert, en assez grand nombre, l'intéressant polype sans tentacules *Craspedacusta sowerbyi*[1] qui, dans des conditions particulièrement favorables, donne naissance, soit en aquariums, soit dans les eaux libres d'Eurasie et d'Amérique, à des méduses fort curieuses. Elles ont un diamètre qui atteint au maximum 20 mm., tandis que le polype ne mesure que 0,5 à 1 mm. Cette méduse d'eau douce a, en naissant par bourgeonnement, 8 tentacules; à l'état adulte, elle en porte 200 à 400 et 100 à 200 statocystes logés *dans* le velum !

Elle est considérée par les spécialistes comme un type aberrant des Trachyméduses, par le fait que ce groupe de méduses possède un développement direct, sans intercalation de générations de polypes, comme c'est le cas pour *Craspedacusta*.

[1] P. WAGENAAR HUMELINK, dans un article du *Zoologischer Anzeiger* (vol. 124, pp. 333-336, 2 fig.) prétend que *Craspedacusta sowerbyi*, 1880, est synonyme de *Medusa marginata* Modeer 1791. Cette méduse d'eau douce trouvée en Hollande a un diamètre deux fois plus grand (4 cm.) que *C. sowerbyi ;* le dessin reproduit, comme surtout les dessins coloriés, ne nous semble pas correspondre à notre espèce.

Dans nos aquariums, nous avons observé seulement la génération de polypes formant généralement des colonies de 2 ou de 3, très rarement de 7 et de 8 individus; ils ont alors un diamètre de 2 mm au plus (Fig. 1 et 2).

Les polypes possèdent une tête légèrement renflée qui porte, à elle seule, 80 à 120 cnidoblastes. Le corps est entouré le plus souvent d'un mince périderme qui laisse libre la moitié antérieure du corps. Ce qui est surtout remarquable et fort intéressant, c'est que le

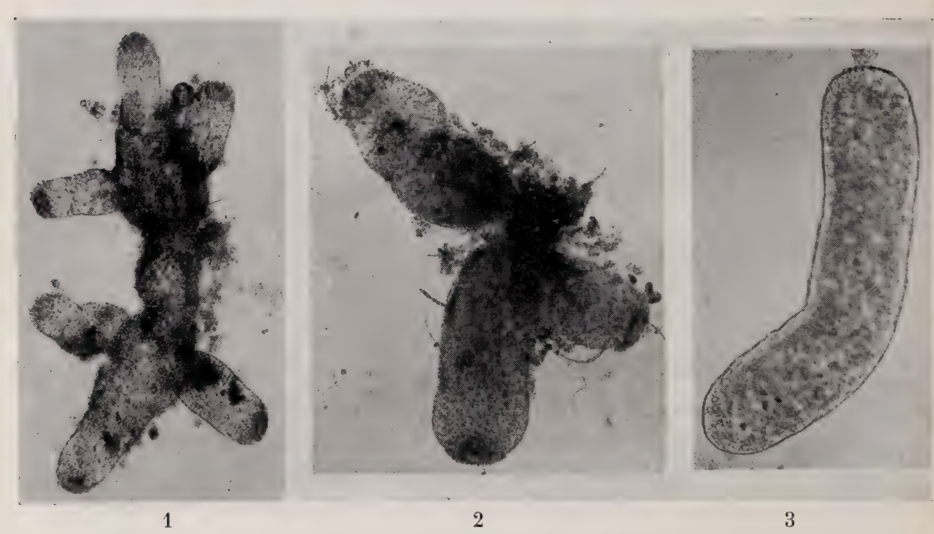


Fig. 1-3. — *Craspedacusta sowerbyi.*
1, 2. Polype. — 3. Frustule de 0,3 mm. de longueur.

polype peut se reproduire asexuellement, d'une manière fort variée, comme cela n'a été observé chez aucun autre Coelentéré. Il se reproduit d'abord par bourgeonnement et par frustulation (Fig. 3); puis, au stade soit de polype, soit de frustule par division transversale simple ou multiple.

En outre, le polype, mais surtout la frustule, peuvent former des kystes entourés et protégés par une double membrane. Ces kystes ont, sans doute, joué un rôle très important dans la distribution géographique très vaste de cette espèce.

A côté de *Craspedacusta sowerbyi*, nous avons découvert, dans trois des aquariums, un nouveau genre de Coelentéré fort remar-

quable, qui ne présente aucune parenté avec nos Hydrides, mais, par contre, montre quelques traits qui le rapprocheraient de *Craspedacusta*. Le nombre des individus trouvés est restreint (une vingtaine). Ils étaient enfoncés dans la vase du fond, montrant le plus souvent leur base entourée d'une gaîne de détritus réunis par un produit glandulaire de l'épiderme, comme on l'observe chez *Craspedacusta*. Le polype est toujours isolé et, pour autant que nous le sachions, ne forme pas de colonies; il mesure à peine 0,2 à 0,33 mm. de long, avec un diamètre de 0,09 à 0,1 mm. Ce qui caractérise cette nouvelle espèce, c'est l'existence d'une double couronne de tentacules fort délicats. Comme ils ne sont jamais tous à la fois complètement étendus (Fig. 5 et 6), il est difficile de les compter. Ils échappent aussi très facilement à l'observation, lorsqu'ils sont complètement contractés.



FIG. 4.
Calpasoma dactyloptera n.g. n.sp.
Polype.

Il semble que leur nombre est de 2×8, c'est-à-dire 16 tentacules. Ceux de la couronne antérieure sont un peu moins longs que ceux de la rangée postérieure. Ces tentacules, longs au maximum de 0,14 mm. et ayant un diamètre de 8 μ, sont remarquables par leur transparence. Sur l'exemplaire vivant, comme sur les coupes, ils semblent vides, c'est-à-dire que le tentacule paraît formé d'un mince cylindre creux de cellules ectodermiques (Fig. 6). Contrairement à ce qu'on trouve chez les hydropolypes à tentacules pleins, ils ne sont remplis, en aucun cas, d'une rangée de cellules entodermiques et ils ne montrent pas non plus, comme l'Hydre d'eau douce, un canal, prolongation de la cavité gas-

trale, entouré de cellules entodermiques. Ces tentacules se contractent plutôt lentement et ne réagissent souvent que faiblement à des excitations extérieures. Il est assez difficile de se représenter des tentacules creux, formés uniquement de cellules ectodermiques; ce point demande encore une étude minutieuse.



Fig. 5. — *Calpasoma dactyloptera* n. g. n. sp.
Tête vue par dessus, dessinée à la chambre claire.

Dans la paroi des tentacules sont implantés obliquement les cnidoblastes qui s nt d'un seul type, comme chez *Craspedacusta*, et contrairement à nos Hydres, qui possèdent quatre formes différentes de cellules urticantes. Ils ont la forme d'une fève légèrement comprimée d'un côté (Fig. 6) et sont longs de 8 à 9 μ (ceux de *Crapedacusta* mesurent 16 à 19 μ). Ce qui frappe surtout, c'est le nombre très variable de cnidoblastes que portent ces tentacules;

nous en avons compté au maximum une trentaine; mais sur certains tentacules, pas complètement étendus il est vrai, on n'en trouve que 7 ou 8. A leurs extrémités distales sont, en général, groupés 4 ou 5 cnidoblastes. Intéressant est le fait que les cellules urticantes ne se forment pas dans les tentacules ou dans leur voisinage, mais, comme chez *Craspedacusta*, au pôle aboral de l'animal, d'où ils émigrent par l'épiderme vers les tentacules.

Le corps de l'animal présente une structure semblable à celle de *Craspedacusta*, en particulier en ce qui concerne l'épaisse couronne de cellules glandulaires se colorant vivement avec l'hémalun (Fig. 4 et 5) et qui se trouve juste à l'intérieur de l'ouverture buccale.

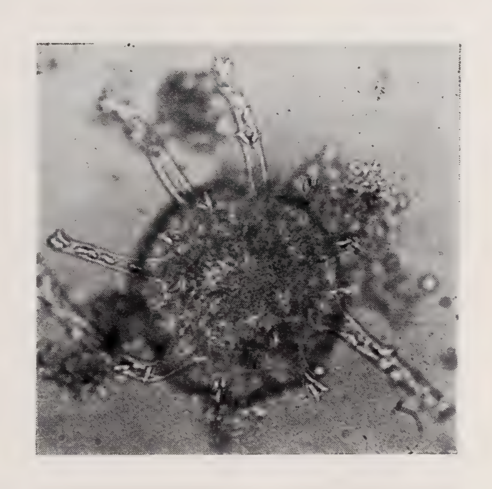


Fig. 6.
Calpasoma dactyloptera n.g. n.sp.
Tête vue par dessus.

Les polypes se nourrissent de préférence de Nematodes, de Rotateurs et de Turbellaires *(Stenostoma leucops)*, mais jamais d'Infusoires, petits ou gros. Ceux-ci peuvent se promener entre les tentacules, sans que l'animal montre la moindre réaction. Les Nematodes sont immobilisés et, lorsqu'ils sont très longs, pliés en deux et avalés en vingt minutes environ. Nous avons pu observer la lutte entre le polype et un *Stenostoma* composé de deux individus, qui fut saisi par l'extrémité caudale. L'individu antérieur se détacha finalement, après avoir secoué violemment le polype qui, chose curieuse, ne replia pas ses tentacules vers sa proie, mais les garda étalés. Dans la déglutition des proies, l'anneau de cellules glandulaires doit puissamment aider à retenir les proies qui se débattent.

Nous n'avons toujours vu que des individus isolés. Le polype ne semble donc pas se reproduire par bourgeonnement, mais plutôt par division transversale. En effet, nous avons vu quelques polypes présentant un étranglement au milieu du corps, qui semblait être le début de ce phénomène.

Il est fort probable que, dans des conditions favorables, le polype forme des méduses comme *Craspedacusta*.

Quant à la position systématique de cette nouvelle espèce, que nous proposons de nommer *Calpasoma dactyloptera* n.g.n.sp., elle est incertaine. Une seule chose est sûre, c'est que cette espèce n'a aucune relation avec nos Hydres d'eau douce.

Tome 46, nº 10. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1936.

Die Lokomotion durch Flimmerbewegung bei Amphibienlarven

(Zur Demonstration eines Lehr-Filmes)

von

Hans STEINER

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Lokomotion durch Flimmerbewegung ist bei niederen Tierformen weit verbreitet. Neben der Ortsveränderung durch Protoplasma-bewegung *(Rhizopoda)* findet sie sich als Hauptbewegungsform bei der überwiegenden Mehrzahl der *Protozoa* vor und tritt noch bei sehr vielen Wirbellosen auf. Vor allem ist sie die bevorzugte Fortbewegungsart der Larven sehr vieler wirbelloser Tierstämme *(Coelenterata, Vermes, Mollusca, Echinodermata)*. Die Grundform aller tierischen Lokomotion scheint die Protoplasmabewegung zu sein, aus welcher sowohl die Flimmerbewegung, als auch die Muskelbewegung hervorgegangen sind, wobei die erstere, die Ortsveränderung durch den Schlag von Geisseln oder Cilien, offenbar die ursprünglichere ist (du Bois-Reymond, 1914). Auffällig ist nun, dass wir dieser Lokomotion durch Flimmerbewegung auch noch bei den Wirbeltieren begegnen, und zwar auf gewissen Entwicklungsstufen der Amphibien-Embryonen.

Allgemein bekannt ist die freischwimmende, bewimperte Larve bei *Amphioxus*. Weniger bekannt dürfte sein, dass ihre Flimmerbewegung schon relativ früh, auf dem Gastrulastadium, innerhalb der Eihülle auftritt und zu einer rotierenden Drehbewegung der Embryonen führt (Hatschek, 1882). Die freien Larven behalten diese Flimmerbewegung lange Zeit bei, bis sie eine gestreckte, fischähnliche Form annehmen. Alsdann sinken sie allmählich zu Boden, legen sich infolge ihres seitlich sehr stark komprimierten

Körpers auf die Seite, wobei sie, durch die Flimmerbewegung vorwärts getrieben, in drehenden Kreisen über die Unterlage hingleiten. Erst nach und nach tritt gelegentlich echtes Schwimmen durch seitliche Schlängelung des Körpers infolge echter Muskelkontraktionen auf.

Innerhalb der Eihüllen zeigen die Amphibien-Embryonen, sowohl der Urodelen, wie auch der Anuren, auf den entsprechenden Entwicklungsstadien genau die gleichen drehenden Kreiselbewegungen. Auch sie kommen durch die Flimmerbewegung der auf diesen Stadien stark bewimperten Embryonen zustande. Diese Erscheinung ist so auffällig, dass sie jedem, der sich mit der Aufzucht von Amphibien beschäftigt, auffallen muss. Es lag nahe, auch einmal den Versuch zu machen, sie kinematographisch zur Wiedergabe zu bringen. Bei einem solchen Versuch wurden die nachfolgenden Beobachtungen und Vergleiche mit der Flimmerbewegung bei anderen Tiergruppen gemacht, die hier kurz erwähnt sein mögen.

Kennzeichen der Flimmerbewegung ist, dass sie mit vorgebildeten, charakteristischen Lokomotionsorganellen arbeitet: den Geisseln oder Cilien. In den typischen Fällen eigentlicher Flimmerbewegung (Ciliaten, Wimperlarven der Wirbellosen) sind auf der Körperoberfläche viele tausend Wimpern nebeneinander vorhanden, welche durch ihre rhythmische Schlagfolge erst die Vorwärtsbewegung bedingen. Wesentlich für die Flimmerbewegung ist ferner, dass sie in einem feuchten Milieu sich auswirken kann, sei es direkt im Wasser, oder sei es in einem vom Körper selbst ausgeschiedenen Sekrete. In der letzteren Form haben sich wimpernde Epithelien bekanntlich bis zu den höchststehenden *Metazoa* in verschiedenen Organen erhalten; nur dienen sie hier nicht der Lokomotion des Individuums *in toto*, sondern umgekehrt der Fortbewegung des umgebenden Mediums, also meistens der selbst ausgeschiedenen Sekrete und Exkrete.

Als reine Lokomotionsform kann die Flimmerbewegung nur bei sehr kleinen Tierformen wirksam werden; denn die Grösse der Kräfte, welche durch die Cilienschläge entwickelt werden, ist sehr gering. Nach den Angaben von Jensen (1893) entwickelt ein *Paramaecium* von 0,25 mm Länge eine Wimpernkraft, welche ca. das neunfache seines eigenen Gewichts zu tragen vermöchte. Darnach wäre also ein Tier von ähnlicher Körperbeschaffenheit,

aber von neunfacher Grösse (ca. 2,25 mm), noch imstande, vermittelst des Wimperschlages frei zu schweben. Bei noch stärkerer Körperzunahme müsste es aber zu Boden sinken, zumal die Anzahl der Wimpern auf seiner Körperoberfläche nur im Quadrate, sein Gewichtsvolumen jedoch in der dritten Potenz zunehmen würden. In der Tat scheint für die Lokomotion durch Flimmerbewegung im Wasser eine bestimmte Korrelation zwischen Körperoberfläche, Körpergrösse und zur Verfügung stehenden Wimpernkraft zu bestehen, welche meistens ihre obere Grenze bei ca. 3—5 mm Körpergrösse findet und nur bei besonderen Einrichtungen (Ctenophoren) noch eine weitere Volumenzunahme gestattet.

Wird diese Grenze überschritten, so sinkt der betreffende Organismus zu Boden, wo nunmehr an Stelle des freien Schwimmens ein Gleiten über der Unterlage infolge der Flimmerbewegung eintritt; dies allerdings auch nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen. Sehr schön lässt sich dieser Übergang vom freien Schwimmen zum Gleiten über dem Boden, wenn wir von dem Eingangs erwähnten Beispiel der *Amphioxus*-Larve zunächst absehen wollen, bei den Turbellarien verfolgen (vgl. Steinmann u. Bresslau, 1913). Es können alle kleineren Formen unter 2—3 mm frei schwimmen, ebenso die Larven der grösseren Arten. Formen, die aber grösser werden, etwa 1 cm, wie z. B. die *Mesostoma*-Arten, sinken zu Boden und zeigen nunmehr nur noch das eigentümliche Gleiten über der Unterlage. Dieses Gleiten wird bei den kleineren Formen der *Rhabdocoela* wohl ausschliesslich durch die Flimmerbewegung verursacht; bei noch grösseren Formen, wie den Tricladen, treten neue Einrichtungen auf, um das Gleiten zu ermöglichen (vgl. Pearl, 1903, und Wilhelmi, 1909): Erzeugung einer schleimigen Gleitbahn durch die Seitenkantendrüsen, Auftreten echter Muskelkontraktionen, die auf der Bauchunterseite wellenförmig von vorn nach hinten fortschreiten. Damit ist der erste Schritt zur Aufgabe der Flimmerbewegung als Lokomotionsmittel gemacht, wie denn auch bei den Polycladen mit den grössten Formen das Schwimmen und Kriechen vornehmlich auf reiner Muskelbewegung beruht.

Dass wir nun innerhalb der Chordaten während der Ontogenese nicht nur die Flimmerbewegung noch als reine Lokomotionsform antreffen, sondern auch alle entsprechenden Übergänge (Gleiten auf glatter Unterlage) bis zum Auftreten echter Muskelbewegungen,

ist höchst bemerkenswert. Hierbei ist wiederum deutlich ersichtlich, welche Rolle die Zunahme der Körpergrösse und des Körpergewichts auf die Ortsveränderung durch Flimmerbewegung spielt. Diese ist hier offensichtlich von der Menge des Dotters abhängig und scheint nur bei holoblastischen Eiern noch möglich zu sein, wobei bei den bereits sehr dotterreichen Eiern der Dipnoern wohl noch das Auftreten einer Wimpernbewegung auf der Körperoberfläche des Embryos zu beobachten ist (*Protopterus*, Budgett, 1901), aber keine Gleitbewegung mehr innerhalb der Eihülle. Vollständig zu fehlen scheint diese bei den noch dotterreicheren Eiern der Ganoidfische und den meroblastischen Eiern der Selachier und Teleostier [1]. Wie sich in dieser Beziehung die Cyclostomen verhalten, konnte aus den vorliegenden Beschreibungen nicht entnommen werden. Was nun die Flimmerbewegung bei den Amphibien-Embryonen anbetrifft, hat Assheton, 1896, bereits genaue Angaben über die Zeit des Auftretens der Cilien, ihre Verbreitung über die Körperoberfläche und ihre Wirkungsweise (Strömungen des Wassers) bekannt gegeben. Nach eigenen Beobachtungen, welche am sich entwickelnden Laich von *Pleurodeles waltli* gemacht wurden, ist nach Verschluss der Medullarrinne bei ca. 3 mm grossen Embryonen die gesamte Oberfläche derselben mit einem Wimperkleide besetzt, welches eine konstante Wasserströmung von der Kopfseite kaudalwärts über die gesamte Körperoberfläche hin verursacht. Bei 6—7 mm grossen Larven wird die Strömung weniger deutlich, um später vollständig zu verschwinden. Auf diesen Stadien nun, von 3—7 mm, ist der Wimpernschlag stark genug, um den auf einer Seite liegenden Embryo in eine konstante drehende Kreiselbewegung innerhalb der Eihülle zu versetzen.

Für das Zustandekommen dieser Kreiselbewegung scheinen mir ähnliche Bedingungen vorzuliegen wie bei der Gleitbewegung der Turbellarien. Gewicht und Grösse des Amphibienkeimes ist schon so beträchtlich, dass ein freies Schweben und Rotieren nicht mehr möglich ist; der innerhalb der Eimembran frei auf der Unterlage aufliegende Embryo ruht mit einer Körperseite auf der Innenfläche

---

[1] Gegenbaur hat allerdings in seiner „Vergl. Anatomie der Wirbeltiere", 1898, auf S. 86 die Angabe gemacht, dass ein Cilienbesatz des Körpers in sehr frühen Entwicklungsstadien auch bei Fischen (Teleostiern) zustande kommen soll, wo er sogar Ortsbewegungen (Rotieren des gefurchten Eies) hervorrufe.

dieser Hülle, die nicht nur ganz glatt, sondern auch schleimig ist (sehr starke Mucikarminreaktion). Auf dieser schlüpfrigen Unterlage ist das Gleiten infolge der Flimmerbewegung möglich. Dass hierbei eine Drehbewegung zustande kommt, ist in erster Linie dem Umstande zuzuschreiben, dass der Embryo innerhalb der Eihülle wie in einem Sacke eingefangen ist. Sehr schön lässt sich z. B. nachweisen, dass bei Entfernung der Gallerthüllen sofort der Radius der Umdrehungen grösser wird, wobei der gleitende Embryo sich aktiv über die Eimembran hinwegschiebt; wird er auch aus dieser befreit, so erfolgt die Bewegung fast geradeaus in einer flachen Kurvenlinie, dies allerdings nur, wenn die Unterlage vollkommen glatt ist und damit ein Gleiten über dieselbe überhaupt möglich wird. Was die Geschwindigkeit dieser Gleitbewegung anbetrifft, hat Assheton die Angabe gemacht, dass ein Froschkeim von 6—7 mm Länge, der auf eine Glasplatte auf eine Körperseite gelegt wird, einen Millimeter in 4—7 Sekunden zurücklegt. Innerhalb seiner glatten Eihülle legt ein entsprechender Embryo von *Pleurodeles* einen Millimeter schon in 3 Sekunden zurück, womit wir uns bereits den unteren Geschwindigkeitszahlen nähern, welche Pearl seinerzeit für die Planarien angeführt hat (ein Millimeter in 2 bis $\frac{1}{3}$ Sekunden). Bei *Pleurodeles* erfolgen durchschnittlich zwei totale Umdrehungen innerhalb des Eies pro Minute.

Über die funktionelle Bedeutung der Flimmerbewegung bei den Amphibienkeimen wird meistens die Ansicht vertreten, dass ihr für die Respiration eine gewisse Bedeutung zukommen müsse. Gewiss mag dies für die Flimmerbewegung bei Tieren im Wasser allgemein zutreffen, besonders bei freischwimmenden. Unter den besonderen Verhältnissen, in welchen der Amphibienkeim innerhalb der mehrfachen, dicken Gallerthüllen und Eimembranen zur Entwicklung gelangt, kann diese Erklärung jedoch nicht befriedigen. Wird doch durch die Flimmerbewegung lediglich das innerhalb der Eihülle befindliche Wasser in Zirkulation versetzt und erscheint doch in diesem Zusammenhang die Eigenbewegung des Embryos völlig bedeutungslos. Massgebend für die Respiration ist dagegen das Sauerstoffgefälle zwischen dem Ei als Ganzes und dem umgebenden Wasser, so wie dies auch für alle anderen speziell dotterreichen Eier gilt, bei welchen eine Flimmerbewegung nicht nachweisbar ist und deshalb für die Respiration auch nicht von Bedeutung sein kann.

So scheint mir, angesichts der weiten Verbreitung der Lokomotion durch Flimmerbewegung bei niederen Tierformen und ihren Larven, insbesondere ihres Vorkommens bei *Amphioxus*, die einfachste Deutung der Flimmerbewegung der Amphibienkeime in der Annahme zu liegen, dass sie eine von ursprünglicheren Entwicklungsstufen übernommene, heute teilweise rudimentäre Einrichtung ist. Tatsächlich stellt sie bei den Amphibien eine nur vorübergehende und schon vor dem selbständigen Larvenleben wieder rückgängig gemachte Differenzierung dar.

Der anschliessend gezeigte Lehrfilm gibt zunächst einige typische Beispiele von Flimmerbewegung bei Protozoen und Wirbellosen bekannt: Herbeistrudeln von Nahrungspartikelchen bei *Vorticella* und *Stentor*, freie Schwimmbewegung; dasselbe bei Rotatorien. Sodann typische Gleitbewegung über der Unterlage bei Planarien und mit stärkeren Vergrösserungen die Flimmerbewegung auf dem Körperepithel. Zur Sichtbarmachung des durch den Cilienschlag verursachten Wasserstrudels wurde mit Vorteil Tuschezusatz verwendet; ferner wurden die Tiere durch Kokain in ihren Muskelkontraktionen gelähmt, wobei der automatisch erfolgende Wimpernschlag nicht beeinträchtigt wurde. Die Hemmung auch dieser Flimmerbewegung konnte durch Gummizusatz demonstriert werden. Hierauf folgen Bilder der Kreiselbewegung von *Pleurodeles*-Embryonen: zunächst normaler Laich mit Embryonen, sodann Drehbewegung nach Entfernung der Gallerthüllen, endlich Gleitbewegung nach Befreiung aus der Eimembran. Bei diesen ca. 5tägigen Embryonen treten bereits echte Muskelkontraktionen der Rumpfmuskulatur auf. Die Wasserströmung auf der Körperoberfläche und die Flimmerbewegung selbst wurde wiederum bei Tuschezusatz und Kokain- und Gummilähmung in stärkeren Vergrösserungen gezeigt.

Die kinematographischen Aufnahmen verdanke ich Herrn Dr. Fritz Steindl, Zürich, für deren sorgfältige Ausführung ich ihm auch hier meine grösste Anerkennung aussprechen möchte. Zu grossem Danke bin ich ferner Herrn Prof. Dr. P. Steinmann, Aarau, verpflichtet, der mich auf den *Amphioxus*-Film der Kulturfilm-Abteilung der UFA aufmerksam machte, in welchem die Drehbewegungen der *Amphioxus*-Larven infolge der Flimmerbewegung ausserordentlich schön zu sehen sind.

LITERATUR

1896. Assheton, R. *Notes on the Ciliation of the Ectoderm of the Amphibian Embryo.* Quart. Journ. micr. Sc. London, Vol. 38.

1901. Budgett, J. S. *On the Breeding-habits of some West-African Fishes, with an Account of the External Features in the Development of Protopterus annectens, etc.* Trans. Zool. Soc. London, Vol. 16, Part 1.

1914. Du Bois-Reymond, R. *Physiologie der Bewegung.* Handb. vgl. Physiologie von H. Winterstein, Bd. 3, 1. Hälfte. Jena.

1882. Hatschek, B. *Studien über Entwicklung des Amphioxus.* Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, T. 4.

1893. Jensen, P. *Die absolute Kraft einer Flimmerzelle.* Pflügers Arch. ges. Physiol., Bd. 54.

1903. Pearl, Raymond. *The Movements and Reactions of Fresh-water Planarians: a Study in Animal Behaviour.* Quart. Journ. micr. Sc. London, Vol. 46.

1913. Steinmann, P. und Bresslau, Ernst. *Die Strudelwürmer (Turbellaria).* Monographien einheim. Tiere, Bd. 5. Leipzig.

1909. Wilhelmi, J. *Tricladen.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 32.

Tome 46, nº 11. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1939

Die Veränderung der Gallenblase im Phasenwechsel des Rheinlachses

von

H. MISLIN

(Basel.)

Mit 2 Textfiguren.

Der Lebenszyklus des Lachses wurde meistens unter dem Gesichtspunkte der Laichwanderung betrachtet. Die allgemein verbreitete Vorstellung, dass der Lachs nur während seiner anadromen Wanderung im Fluss keine Nahrung aufnehme, wird den wirklichen Verhältnissen nicht gerecht und bindet das Phänomen des „physiologischen Hungers" allzusehr an Milieuwechsel und Laichzeit.

Bei meinen Untersuchungen, deren Resultate demnächst veröffentlicht werden, bin ich auf Grund morphologischer und histologischer Vergleiche des Ernährungsapparates zwischen Flusslachs (Rhein) und Meerlachs (Ostsee) zur Unterscheidung von fünf Hauptstadien gekommen, die sich hinsichtlich des Ernährungszustandes und des Gonadenzustandes deutlich von einander abgrenzen lassen. Als Stadium I unterscheide ich den „Fresslachs". Der Lachs befindet sich während dieser Phase auf den Futtergründen oder auf Nahrungswanderungen im Meer. Mit Stadium II oder „Voll-Lachs" bezeichne ich den Zustand der beginnenden Unterbrechung der äusseren Ernährung, d. h. der Aufnahme von Beutetieren. In diesem Stadium nähert sich der Lachs der Küste, um voll beladen mit Reservestoffen das trophische Milieu zu verlassen. Als Stadium III unterscheide ich die Periode des „Salms". Während beim Voll-Lachs noch keine Wachstums- oder Reife-

vorgänge der Gonaden nachzuweisen sind, so ist beim Salmstadium entsprechend der starken Abmagerung, eine auffallend starke Gonadentätigkeit zu beobachten. Das Stadium des Salms kann je nach der Dauer des Meeraufenthaltes zeitlich sehr verschieden lang ausgedehnt sein, so dass eine weitere Stadienunterteilung in „Frühsalm", „Mittelsalm" und „Spätsalm" geboten scheint. Ich habe aber aus Gründen der Übersichtlichkeit über den Lachszyklus, in diesem Zusammenhange von einer solchen Stadiendifferenzierung abgesehen. Das Stadium IV ist das Stadium des Laichlachses. Der Lachs befindet sich nun bereits auf den Laichplätzen im Flussoberlauf, oder strebt dieselben in direkter Wanderung an. Im hier anschliessenden Stadium V, dem Stadium des „Verlaichten Lachses" wird durch Regeneration des Ernährungsapparates die Phase des Fresslachses wieder vorbereitet. Alle regenerativen Vorgänge, wie auch die katadrome Wanderung des verlaichten Lachses, vollziehen sich im Zustande der totalen Unterernährung, mit ganz seltenen Ausnahmen also bei ausschliesslicher innerer Ernährung. Erst im Meer, beim Erreichen des trophischen Milieus, setzt die gesteigerte äussere Ernährung wieder ein.

Die zwei extremen Lebensphasen welche der Lachs einerseits während seines Meeraufenthaltes, und andererseits während seiner Flusswanderung durchläuft, waren bis jetzt nie Gegenstand einer zoologischen Analyse unter dem Gesichtspunkt eines zusammenhängenden und gesetzmässigen Stadienablaufs.

Nachdem früher schon Fr. A. HEITZ (1919) in einer parasitologisch-biologischen Studie gezeigt hatte, dass das „Fasten" nicht mit dem Mediumwechsel zusammenhängen könne und P. HOEK (1899) darauf hinwies, dass öfters im Herbst Lachse mit fast vollreifen Gonaden in den Fluss einsteigen, fehlten doch immer noch die in der Nordsee selbst gefangenen Lachse, welche notwendig waren zur Abklärung der Beziehung zwischen Ernährungsform und Milieuwechsel. Im Sommer 1937 erhielt ich an der holländischen Nordseeküste, in Harlingen, zufällig gefangene Lachse, welche sich in einem bereits weit vorgeschrittenen „Hungerzustande" befanden und im Begriffe waren, in das Süsswasser einzuschwimmen. Damit wurde der eigentliche Beweis für den milieuunabhängigen Wechsel der Ernährungsform erbracht. Wie bereits F. MIESCHER (1897), so haben die meisten Forscher das

sog. „Laichzeitfasten" in ausschliesslicher Abhängigkeit von der Sexualfunktion betrachtet. Ich beschränke mich aber darauf, die so schroff entgegengesetzten Zustände der „Fressphase" und der „Hungerphase" beschreibend in einen grösseren funktionalen Zusammenhang einzuordnen. Diese Tatsache findet, wie mir scheint, im Begriffe des Phasenwechsels ihren entsprechenden Ausdruck.

Bei meinen Untersuchungen ging ich davon aus, dass Ernährung auch die sog. „Hungerphase" begleitet. Beim Lachs handelt es sich also um einen Wechsel von zwei extremen Ernährungsformen. Da aber mit „Hunger" stets ein affektiver Zustand, das Anstreben der Nahrung, also Appetit bezeichnet wird, ist dieser Begriff im Falle des Lachses fallen zu lassen. Einen ebenfalls irrigen Eindruck erweckt auch der Begriff des „Laichzeitfastens". Die Periode der Sistierung der äusseren Ernährung ist beim Lachs nicht auf die Laichzeit beschränkt und auch gar nicht direkt an die Vorgänge der Brunst gebunden. Der besondere Inappetenz-Zustand des Lachses ist durch drei auffallende Tatsachen gekennzeichnet. Erstens durch die Selbstzehrung selbst. Zweitens aber auch durch den Neuaufbau einer Reihe von Organen. Ich erinnere kurz an das Wachstum der Gonaden auf Kosten der Seitenrumpfmuskulatur und der Bauchflossenmuskulatur („Liquidation", Miescher 1897); an die Wachstumsvorgänge der Schädelknochen im Zusammenhang mit Liquidationsprozessen im übrigen Skelettsystem und in den Schuppen (Tchernavin 1938).

Drittens hebe ich ausdrücklich hervor, dass alle diese Vorgänge vom total unterernährten Fisch durchgemacht werden und zwar in einem Zustande gesteigerter äusserer Aktivität -(Wanderung, Milieuwechsel, Springen, Brunstkämpfe).

Es schien mir deshalb jedenfalls geboten, die besondere Ernährungsform der Wanderphase auch besonders zu bezeichnen. Da zudem bei anderen Tierformen das Sistieren der äusseren Ernährung ebenfalls häufig auftritt im Zusammenhang mit den aktiven Phasen der Fortpflanzung, Brunst und Metamorphose, so schlage ich vor, das unkritische und misverständliche Wort „Hunger", in allen diesen Fällen durch Synchonie zu ersetzen.

Synchonie leitet sich vom griechischen Verbum „synchonomai" ab und enthält die Doppelbedeutung von Stoffeinschmelzung und von gerichtetem Stofftransport.

Die Biologie des Lachses ist also in erster Linie ausgezeichnet durch den Wechsel der zwei Extremphasen: Fresszustand (Stadium I) und Synchonie (Stadium II bis und mit Stadium V). Zur konkreten Veranschaulichung dieses Phasenwechsels will ich im Folgenden die morphologischen und histologischen Wandlungen der Gallenblase schildern, weil diese von allen Hohlorganen des Verdauungsapparates die stärksten und auffallendsten Veränderungen aufweist (vergleiche die Figuren).

Selbstverständlich ist die Gallenblase kein spezifisches Organ der Synchonie selbst. Sie greift nicht direkt in das physiologische Geschehen der Synchonie ein. Die physiologische Seite der ganzen



Fig. 1. — Gestaltsveränderung der Gallenblase im Verlauf des Phasenwechsels. I. Blase während der Fressperiode. II. Beginn der Schrumpfung. III. Erstes Auftreten der Synchoniezysten. IV. Maximale Schrumpfung und maximale Ausbildung der Zysten. V. Verschwinden der Synchoniezysten und Wiederausdehnung der Gallenblase.

Angelegenheit harrt noch einer entsprechenden Untersuchung. Die Gallenblase ist aber ein ausserordentlich feiner Gradmesser für die Typik und das Ausmass der Veränderungen, welche am synchonischen Lachskörper auftreten. Ähnliche Gradmesser sind auch der ganze Verdauungstraktus, das Pankreas, der Fettkörper und die Milz, die Seitenrumpfmuskulatur und die Gonaden. Der wechselnde Zustand dieser Organe zusammen bildete die Grundlage für die eingangs erwähnte Stadiengliederung, wie auch für die Klarstellung der Unterschiede, die zwischen eigentlichen Hunger-

fischen und den Synchonielachsen bestehen. Bei den ersteren ist die Gallenblase immer mit Sekret mehr oder weniger prall angefüllt, während für die Lachse das umgekehrte Verhalten typisch ist. In der Synchonie ist die Gallenblase stets entleert, und die Wandung der Blase durchläuft einen progressiv gesetzmässigen Schrumpfungsprozess.

Im Stadium I ist die Gallenblase maximal ausgedehnt und dementsprechend stark mit Sekret angefüllt. Individuelle Schwankungen in der Blasenfüllung sind kaum vorhanden, eine Tatsache die zusammen mit dem Zustand der Nahrung im Magen und Darmkanal auf eine extrem gesteigerte Verdauungstätigkeit schliessen lässt. Im Stadium II wird bereits die Hälfte der Galle in den Darm ausgeschüttet. Der Blasenkörper fällt aber nicht einfach in sich zusammen, wie Gulland (1898) behauptet hatte, sondern zeigt eine Anzahl grosser, über die Oberfläche der Gallenblasenwandung verteilte Schrumpfungswellen. Während der Blasenfundus anfänglich dem Schrumpfungsprozess weniger stark unterworfen ist als die übrige Gallenblase, wird auch er nach und nach vollständig von der Atrophie ergriffen. Häufig wird die gurkenartige Gestalt der Gallenblase des Fresslachses seitlich abgeplattet, so dass der Eindruck einer mechanisch zusammengepressten Blase entsteht. Nicht selten kommen dann die seitlichen Wandungen direkt aneinander zu liegen. Im Stadium III macht die Schrumpfung in dorsoventraler Richtung regelmässig Fortschritte. Die ganze Gallenblase wird zu einem strangartigen Gebilde und ist in den Leberlappen verborgen ausserordentlich leicht zu übersehen. Für das Salmstadium sind nun kleine Erhebungen der Blasenoberfläche auffallend, die sich hauptsächlich in der Region des Fundus befinden. Diese höckerigen Bildungen sehen parasitären Zystenbildungen sehr ähnlich. Ihre Histologie zeigt aber, dass es sich um Schleimhautwucherungen handelt, welche mit vollständig normalem Gallenblasenepithel ausgekleidet sind und mit ihrem Zystenlumen mit dem Hauptlumen der Gallenblase kommunizieren. Diese „Zysten" dringen tief in die Fibromuskularis ein. Auf frühen Salmstadien konnte ich regelmässig präformierte Schleimhautnischen erkennen, in denen sich stets reichlich Residualgalle einlagerte, die als typische Vorläufer der eigenartigen Mukosabildungen anzusprechen waren. Das Stadium des Laichlachses zeigt die maximale Schrumpfung der Gallenblase,

aber auch die im Gegensatz dazu stehende maximale Ausbildung der Synchoniezysten, wie wir diese Bildungen nennen können.

Ich zählte durchschnittlich pro Gallenblase 6, in einigen Fällen bis zu 15 Synchoniezysten, welche in diesem Stadium stark hervorgetrieben sind, ein bis zwei Centimeter Durchmesser erreichen können und auffallend blau gefärbt erscheinen, da die Wandung der stark abgekugelten Gebilde deutlich hyalin geworden ist und der Gallenfarbstoff, das Biliverdin, durchscheint.

Die Synchoniezysten des Lachses sind wohl entfernt vergleichbar mit den Luschkasch-Aschoffschen Räumen, welche hie und da

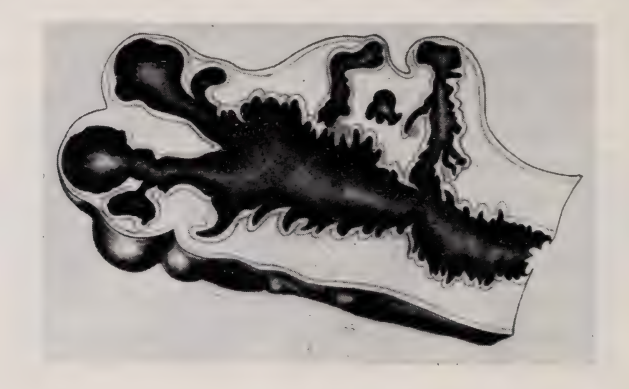


Fig. 2. — Angeschnittene Fundusregion der Gallenblase auf Stadium IV, das Blasenlumen und dessen Verbindung mit den Zystenlumina zeigend.

in der Wandung der menschlichen Gallenblase auftreten können. Zusammen mit den übrigen regenerativen Vorgängen des gesamten Ernährungsapparates verändert sich im Stadium V auch die Gallenblase. Zunächst werden die Synchoniezysten zurückgebildet. Sie verschwinden vollständig und sind bereits zwei Wochen nach der Laichzeit nicht mehr nachzuweisen. Der Gallenblasenkörper dehnt sich neu aus und enthält sehr bald einen geringen Zustrom an Galle. Zur gleichen Zeit wird aber wieder in vermehrtem Masse das Lebersekret direkt in den Darm ausgeschüttet. Die Galle ist im Stadium V ausgezeichnet durch das Wiederauftreten der Gallensäure, welche im Stadium II stark zurückging und im Stadium III nur noch in Spuren nachgewiesen werden konnte. Im Stadium IV fehlte die Gallensäure vollständig. Wir sehen also,

dass mit den Veränderungen der Gallenblase selbst eine stadientypische Veränderung der Galle in ihrer Zusammensetzung einhergeht.

Zum Schluss betone ich noch, dass bei 200 von mir untersuchten Lachsen in keinem Falle entzündliche Affektionen der Gallenblasenschleimhaut nachgewiesen werden konnten. Die Synchoniezysten sind also durchaus nicht pathologische, für den Spezialfall des Lachses normale Bildungen. Der ganze Schrumpfungsprozess des Verdauungsapparates und der uns hier im besonderen interessierende der Gallenblase ist ein Normalgeschehen.

Die Synchoniezysten stehen als Hypertrophiebildungen in ausgesprochen kompensatorischem Gegensatz zu den Atrophieerscheinungen der Gallenblasenwand im übrigen. Das Extremverhalten dieses Organs ist also ebenfalls ein Beweis für die Besonderheit der Lachsnorm, für die der extreme Phasenwechsel das Typische ist.

LITERATUR

1895. Hoek, P. *Statistische und biologische Untersuchungen an den in den Niederlanden gefangenen Lachsen.* Mittlg. deutsch. Fischereiver.

1897. Miescher, F. *Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachses.* In: Die histochemischen und physiologischen Arbeiten von F. Miescher.

1889. Gulland, G. *The minute structure of the digestive tract of the Salmon, and the changes which occur in it in fresh water.* 18, Ann. Rep. Fish. Bd. Scottland and Anat. Anz. 14.

1919. Heitz, F. *Salmo salar* L., *seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süsswasser.* Stuttgart.

1929. Scheuring, L. *Die Wanderung der Fische.* I. Teil: Ergebnisse der Biologie. Bd. V. J. Springer, Berlin.

1938. Tchernavin, V. *Changes in the Salmon Skull.* Transactions of the zoological Society of London. Vol. XXIV. Part 2.

Tome 46, nº 12. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1939.

Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern

von

Adolf PORTMANN

(Zoolog. Anstalt, Universität Basel.)

Mit 1 Textabbildung.

Über viele biologische Alltagserscheinungen sind oft sehr unbestimmte Vorstellungen weit verbreitet, die sich bei näherer Prüfung als unrichtig erweisen. Von dieser Art ist auch die Auffassung, dass die hilflosen, blinden und nackten „Nesthocker" und die beweglichen, recht selbständigen „Nestflüchter" bei Vögeln und Säugern völlig entsprechende ontogenetische Bildungen seien.

Da die Entsprechungen auffällig und bekannt sind, so muss auf einige grössere Unterschiede zwischen diesen Ontogenesezuständen der Vögel und Säuger hingewiesen werden.

Bei allen Nesthockern sind im Moment, wo das ungeschützte Leben ausserhalb der Eihüllen oder des Mutterkörpers beginnt, die Augen und Ohren nach aussen verschlossen. Dieser Abschluss ist bei Säugern eine epitheliale Lidverwachsung; bei den Vögeln aber beruht er nur auf einer sehr engen Berührung der Lider, deren Muskeln erst einige Tage nach dem Schlüpfen in Aktion treten. Auch der Ohrverschluss beruht bei den Säugern auf einer epithelialen Verwachsung der Wände des Gehörganges und dem Verwachsen des nasal umgebogenen Randes der Ohrmuschel. Bei den Vögeln dagegen legen sich zwei Hautfalten des kurzen Aussenohrs zusammen, um die inneren Teile vom Luftbereich abzuschliessen. Die Vorgänge bei den Säugern zeigen also eine intensivere Stufe der transitorischen Abänderung eines

einfacheren Entwicklungsganges: Verwachsung statt einfacher Abdichtung durch Hautfalten.

Der Gegensatz der Nestflüchter in den beiden Warmblütergruppen ist weniger in der gestaltlichen Organisation zu finden, als im Grade der Abhängigkeit des Jungtiers von den Eltern. Die Nestflüchter der Säuger sind stets saugende Jungtiere, bleiben also lange Zeit in der Ernährung abhängig. Die Nestflüchter unter den Vogeljungen sind in den typischen Fällen in der Ernährung unabhängig und werden von den Alten nur geführt; im Extrem sind sie von den Alten völlig unabhängig (Grossfusshühner), sodass hier Verhältnisse vorliegen, die mit denen bei Reptilien vergleichbar sind.

Besonders bedeutungsvoll ist aber ein verborgener Unterschied in der Ontogenese der verschiedenen Nestflüchter. Diese Jugendstadien durchlaufen bei den Säugern intrauterin einen Zustand des Augen- und Ohrenverschlusses, der in allen Einzelheiten den Vorgang wiederholt, der sich um die Geburtszeit bei den Nesthockern abspielt. Diese Erscheinung ist bei allen Eutherien, welche Nestflüchter gebären, bekannt. Das Verwachsen der Ohrmuschel erreicht nicht immer denselben Umfang: beim Schwein z.B. bleibt dieses Organ, obwohl es sich nasal umlegt, frei, während es beim Schaf vorübergehend verwächst!

Die eigenartige Erscheinung lässt sich vergleichend-morphologisch nur einordnen als das Durchlaufen eines Bildungsmodus, der dem bei Nesthockern vorgefundenen entspricht. Da bei nestflüchtenden Vögeln auch bei langer Dauer des embryonalen Lebens weder ein Ohren- noch ein Lidverschluss vorkommt, so dürfen wir nicht annehmen, dass die Lebensbedingungen im Amnion diese Einrichtungen als notwendige Korrelationen fordern (Abb. 1). Die intrauterinen Bildungen der Säuger erscheinen nur dann in einem verständlichen Zusammenhang, wenn wir in ihnen transitorische Schutzeinrichtungen, „Larvenorgane“ sehen, welche bei früher Geburt den komplizierten Sinnesorganen das flüssige Entwicklungsmedium noch eine Weile sichern. Diese transitorischen Bildungen sind bei typischen Nesthockern in ihrer Bedeutung verständlich. Dass sich dieselbe Bildung bei Formen mit langer Tragzeit intrauterin findet, kann nicht funktionell verstanden werden und ist wissenschaftlich nur als Wiederholung einer Nesthockerbildung zu fassen. Der Nestflüchterzustand der Säuger

umfasst also die Nesthockeretappe; er muss als Spezialisierung bewertet werden, während der scheinbar entsprechende Zustand bei Vögeln, wie wir sahen (Abb. 1), auch in der Bildung der Sinnes-

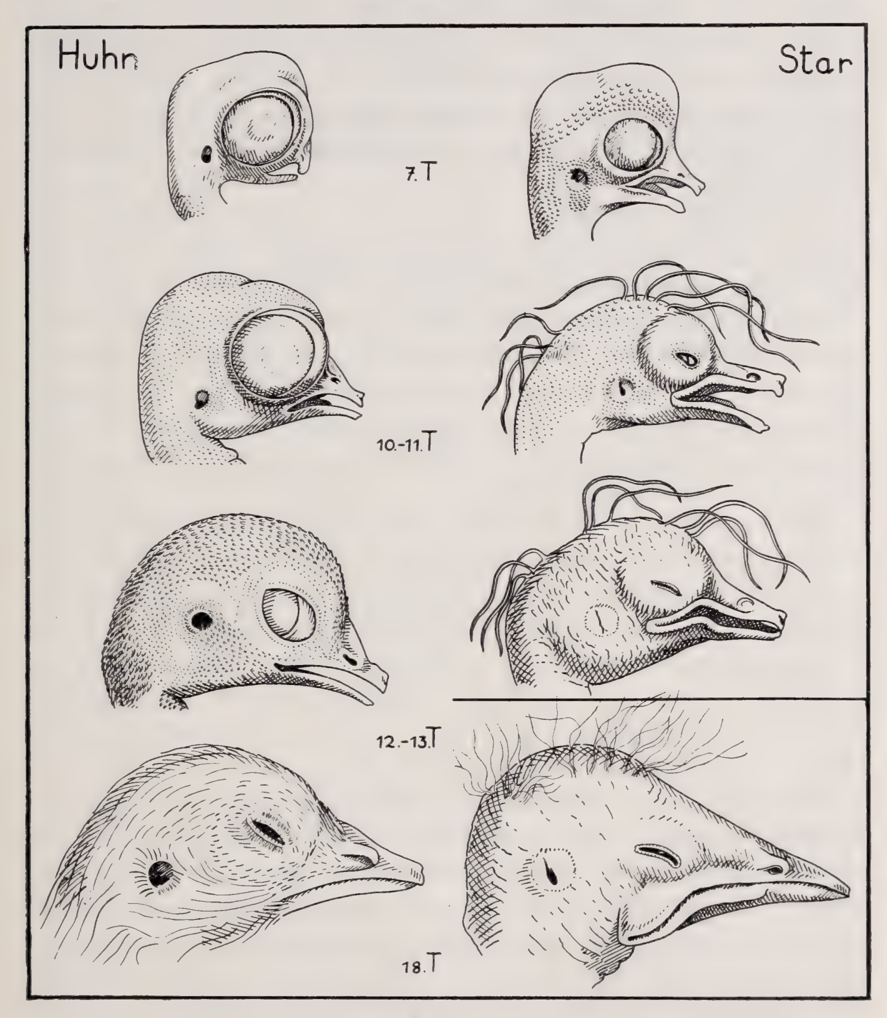


Abb. 1.

Entwicklungsstadien eines typischen Nestflüchters (Huhn) und eines Nesthockers (Star) an entsprechenden Tagen der Brutzeit, resp. Postembryonalzeit. Die Linie in der Entwicklungsreihe des Stars bezeichnet den Schlüpfmoment.

Die Bilder zeigen die einsinnige, direkte Entwicklung von Auge und Ohr beim nestflüchtenden Vogel und die beschleunigte Ausbildung des Augen- und Ohrverschlusses auf den Schlüpftag hin beim Staren. (Weitere Angaben bei Portmann, 1938.)

organe besonders einfache, den Reptilien entsprechende Verhältnisse zeigt.

Die Analyse der Gestalt des Jungtiers beim Verlassen der Eihüllen oder des Mutterkörpers zeigt uns bei Vögeln und Säugern vier Zustände, die als vier Stufen von steigender Komplikation der transitorischen Bildungen sowie der Abhängigkeit vom Elternkörper geordnet werden können. In der Tabelle 1 sind diese Stufen mit Korrelationen in Fortpflanzung und Ontogenese zusammengestellt, wodurch das Besondere der einzelnen Zustände noch schärfer hervortritt. So ist der Nestflüchterzustand bei Vögeln eine Eigenheit von Gruppen mit grosser Nachkommenzahl, also einem charakteristischen Merkmal einfacher Organisation des Typus; bei den Säugern aber ist der ähnliche Zustand stets kombiniert mit geringster Nachkommenzahl, also mit einem Merkmal spezialisierter, abgeleiteter Organisationsart. Dass der Mensch nicht ohne weiteres in der Säugerontogenese eingeführt werden darf, dass anderseits die Primaten typische Nestflüchter sind, habe ich 1938*b* hervorgehoben.

Die Tabelle zeigt übersichtlich, dass die zwei Nesthockertypen verschiedene Grade dieser Gestaltung repräsentieren und dass die zwei Nestflüchtertypen ganz besonders weit voneinander abweichen. Alles das weist darauf hin, wie verschieden weit die Ontogenese der Vögel und der Säuger von den Verhältnissen der Reptilien abweicht. Die Vögel schliessen relativ direkt an Zustände bei Reptilien an; die Säuger aber sind sehr weit von jeder Reptilienontogenese entfernt. Schon früher habe ich darauf aufmerksam gemacht (PORTMANN 1935), dass jede Ableitung der Säuger-Viviparität von Verhältnissen bei viviparen Squamaten verfehlt ist und den Blick von der wahren Komplikation ablenkt.

Der vorliegende Versuch hält sich völlig frei von jeder Bezeichnungsweise, die nur in der speziellen Deutung durch die Evolutionstheorie sinnvoll wäre. Unsere Feststellungen können natürlich mit Leichtigkeit in einer rein evolutiven Sprache gelesen werden. So fasst auch FRANZ (1934) die Verhältnisse bei Eutherien mit langer Tragzeit als von Ahnen mit kurzen Tragzeiten übernommene Vorgänge auf. „Eine Erklärung dieses merkwürdigen Vorganges (es handelt sich um den intrauterinen Augenverschluss) haben wir also nur bei solchen Tieren, die von blind geboren werdenden abstammen". Aber gerade die Selbstverständlichkeit, mit der

Tabelle 1.

Stufe	Zustand des Jungtiers bei der Geburt oder beim Verlassen der Eihüllen.	Korrelationen in Fortpflanzung und Ontogenese.
I	In der Ernährung selbständiger „Nestflüchter".	Grosse Eierzahl pro Gelege; geringer Nestbau; Flugfähigkeit vor dem Erreichen des Artgewichtes.
II	Von den Eltern abhängiger „Nesthocker"; Verschluss von Augen und Ohren durch Hautfalten ohne Verwachsung.	Kleine Eierzahl pro Gelege; komplizierter Nestbau; flugfähig beim Erreichen des Artgewichtes.
III	Von den Eltern abhängiger „Nesthocker"; Verschluss von Augen und Ohren durch epitheliale Verwachsung.	Kurze Tragzeit; grosse Jungenzahl pro Wurf; kurze Säugezeit.
IV	Die III. Stufe wird intrauterin durchlaufen; von der Mutter lange Zeit abhängiger „Nestflüchter".	Lange Tragzeit; geringe Jungenzahl pro Wurf; lange Säugezeit.

diese spezielle „Lesart" heute angenommen wird, schliesst die Gefahr in sich, dass Tatbestände, die durch objektive Methoden feststellbar sind, mit Deutungen sich verbinden, die sich einem letzten wissenschaftlichen Beweis entziehen. Ein solches Gemenge gibt keinen gesicherten wissenschaftlichen Tatbestand wieder.

Unser Überblick möchte vor allem die Aufmerksamkeit auf Merkmale lenken, durch die sich anscheinend recht ähnliche Jugendzustände tiefgehend unterscheiden. Wir versuchen, durch Betrachtung der Korrelationen, in denen diese Jugendzustände auftreten, ihre morphologische Wertigkeit genauer zu erfassen, um so die Kriterien für die Organisationshöhe einer Gruppe durch objektive Kennzeichen zu erweitern.

ZITIERTE LITERATUR

1934. Franz, V., in: Handb. d. vergleich. Anat., Bd. 2, 2. Hälfte, S. 1267.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheoretica, Vol. I.

1938*a*. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Revue suisse de Zool., Vol. 45.

1938*b*. —— *Die Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem*, I. u. II. Bio- morphosis, Bd. 1.

Tome 46, nº 13. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1939.

Volummessungen an *Tubifex*-Eiern[1]

von

F. E. LEHMANN und W. LOTMAR

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

Mit 2 Textabbildungen.

Einleitung.

Das *Tubifex*-Ei wird vor der Ablage in den Kokon befruchtet. Unmittelbar nach der Ablage beginnen die Vorgänge der Reifungsteilung des Eikerns und bei 18° C setzt die erste Furchungsteilung 8—10 Stunden nach Eiablage ein. In dieser Periode spielt sich eine Reihe entwicklungsphysiologisch wichtiger Vorgänge ab, vor allem die Ausstossung der Richtungskörper und die Bildung der Polplasmen. Das befruchtete, ungefurchte Ei von *Tubifex* macht also in dieser Periode verschiedene Zustandsänderungen durch. Besonders deutlich zeigt sich die Aktivität des Eies unmittelbar nach der Bildung des ersten und des zweiten Richtungskörpers. Es werden pseudopodienartige Vorwölbungen, die Protuberanzen, gebildet, die nach einiger Zeit wieder verschwinden. Es ist geplant, zu prüfen, wie weit neben Veränderungen der Gelstruktur, die sich durch Zentrifugierung nachweisen lassen (Lehmann 1938) auch Änderungen der enzymatischen Aktivität in den verschiedenen Phasen der Reifungsteilungen und der Polplasmabildung auftreten. So interessierte zunächst die Frage, wie weit das Volumen des befruchteten, ungefurchten Eies konstant bleibt und als zuverlässige Bezugsgrösse für die enzymatische Aktivität benutzt werden

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule.

kann. Ferner sollte untersucht werden, ob eventuell auftretende Änderungen der Eiform und des Eivolumens sich auf bestimmte Phasen der Entwicklung beziehen lassen.

Eine Volumbestimmung kann an den Eiern von *Tubifex* in guter Näherung durch Messung der Durchmesser ausgeführt werden, da die Eier während 5½—7 Stunden eine glatte ellipsoidähnliche Form zeigen. Nur während 2½—3 Stunden, die auf die Bildung der Protuberanzen entfallen, sind Messungen nicht möglich.

Die Entnahme der Eier aus den Kokons und die Überführung in eine Zuchtlösung erfolgte in gleicher Weise wie in früheren Versuchen (Holter, Lehmann und Linderstrøm-Lang 1938, Lehmann 1938).

Apparatur.

Die Ausmessung der Eier geschah unter dem Mikroskop mit dem Okularmikrometer. Um mit einem Mikroskop auszukommen, war folgende Anordnung getroffen: Die Seitenansicht

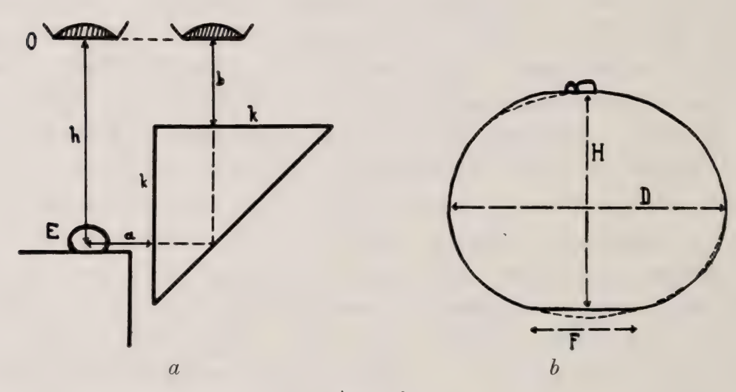


Abb. 1.

a) Schematische Darstellung der Apparatur zur dreidimensionalen Ausmessung mikroskopischer Objekte. Das Ei (E) befindet sich auf einer Unterlage. Die Küvette mit Zuchtlösung ist nicht gezeichnet. Das Objektiv (O) wird gleichzeitig zur Untersuchung der Oberansicht und (nach seitlicher Verschiebung) der Seitenansicht verwendet. k = Kantenlänge des Prismas. Erklärung der übrigen Bezeichnungen, s. Text.

b) Seitenansicht eines Eies mit zwei Richtungskörpern nach Abschluss der 2. Protuberanzen. Umriss gezeichnet nach Photographie. In den konturierten Umriss wurde gestrichelt eingezeichnet die den Durchmessern H und D entsprechende Ellipse. Trotzdem absichtlich ein Ei mit relativ unregelmässiger Kontur für die Abbildung gewählt wurde, decken sich Eiumriss und Ellipse weitgehend.

des Eies wird durch Totalreflexion in einem rechtwinkligen Prisma nach oben geworfen (Abb. 1*a*). Der Tubus befindet sich auf einem Kreuzschlitten mit Zahntrieben (Leitz), sodass Ober- und Seitenansicht nebeneinander aufgesucht werden können. Diese Anordnung ist einem beweglichen Objekttisch vorzuziehen, da eine Verschiebung der leichtbeweglichen Eier während der Messung vermieden werden muss.

Die rasche Ausmessung mehrerer Eier, wie sie bei der Verfolgung der Volumenänderung erforderlich war, wird erleichtert, wenn beim Übergang von Ober- zu Seitenansicht eine möglichst geringe Höhenverstellung des Tubus nötig ist. Der geometrische Abstand der Scharfeinstellung der Seitenansicht kann nun dadurch vergrössert werden, dass man den Strahlengang in einem optisch dichteren Medium verlaufen lässt. Durch geeignete Dickenwahl der durchlaufenen Schicht ist es dann möglich, Scharfeinstellung des Objektes für beide Bilder in gleicher Objektivhöhe zu erreichen (gleicher optischer Weg bei verschiedenem geometrischem Weg).

Die zur Kompensation notwendige Länge des Lichtweges in Glas, d.h. die Grösse des Prismas, lässt sich an Hand von Fig. 1 *a* folgendermassen berechnen:

Das in Luft ($n_0 = 1$) befindliche Objekt E habe vom Prisma der Kantenlänge k und des Brechungsindex n einen Abstand a. Die Entfernung von E zum Objektiv O bei Scharfeinstellung sei h, diejenige zwischen oberer Prismenfläche und Objektiv bei gleicher Höheneinstellung b. Der geometrische Weg des Lichtes im Prisma ist stets gleich der Kantenlänge k, der optische gleich (k/n). Die Bedingung für die Gleichheit des direkten und des umgelenkten optischen Weges lautet dann

(1) $$a + b + (k/n) = h.$$

Durch Höhenverstellung des Prismas kann bei festem a die Länge b geändert werden, sodass im allgemeinen (1) erfüllt, d.h. Scharfeinstellung für beide Bilder erreicht werden kann. Es müssen aber die beiden Bedingungen

(2) $$b > 0 \text{ und}$$

(3) $$b + k > h$$

erfüllt sein, von denen die erste besagt, dass das Prisma nur bis zum Objektiv geschoben werden kann, und die zweite, dass die untere Prismenkante nicht höher als das Objekt E liegen darf. Durch Einsetzen von (1) in (2) und (3) gewinnt man die Bedingung, dass k in den Grenzen

(4) $$\frac{n.a}{n\text{-}1} < k < n\,(h - a)$$

liegen muss. Aus (4) ergibt sich übrigens auch die Bedingung

$$h > \frac{n.a}{n\text{-}1} \quad (5)$$

welche bedeutet, dass bei gegebenem seitlichem Abstand a das Objektiv einen gewissen Mindestabstand haben muss, damit diese Art der Kompensation überhaupt noch möglich ist. Für $a = 5$ mm und $n = 1.5$ muss z.B. $h = 15$ mm sein.

Bei unserer Apparatur war $h = 34.5$ mm (Leitz Objektiv 1), $a \sim 5$ mm, $k = 17$ mm. Die Länge k (der Weg in Glas) konnte gegebenenfalls durch Auflage von Glasplatten auf das Prisma vergrössert werden. Das Prisma war in der Höhe verstellbar.

Die Eier befanden sich in einer rechteckigen Glasküvette, deren eine Seitenwand dem Prisma anlag. In der Küvette befand sich ein kleiner Glasblock, auf ihm eine Scheibe aus grünem Glas als Unterlage für die Eier. Skala und Konturen waren dann im auffallenden Licht mit gutem Kontrast sichtbar. In der Seitenansicht erschien ausserdem teilweise das Spiegelbild der Eier in der Unterlage, was die Einstellung auf die Auflagefläche erleichterte. Die Küvette war mit Zuchtlösung bis zum Rand gefüllt und im Strahlengang mit Glas bedeckt, um Verzerrungen des Bildes durch den Randmeniskus zu vermeiden [1].

Volumberechnung.

Die meisten *Tubifex*-Eier sehen während der glatten Stadien in der Aufsicht kreisförmig und von der Seite tropfenartig aus. Fig. 1 b zeigt eine typische Seitenkontur. Die Form eines Tropfens ist einzig durch das Spiel der Oberflächenkräfte und der Schwerkraft bedingt. Echte Tropfenform kann also nur bei Gebilden ohne innere Struktur entstehen. Dieser Fall scheint z.B. bei den von Harvey und Fankhauser (1933) ohne Dotterhäutchen untersuchten Eiern von *Triturus viridescens* vorzuliegen. Im Schwebeversuch muss ein solches Ei Kugelform annehmen, was beim *Triturus*-Ei in der Eikapsel auch annähernd der Fall ist (*l.c.* Plate 1.14). *Tubifex*-Eier zeigen dagegen auch im Schwebeversuch ellipsoidartige Form, und zwar ist das Verhältnis Höhe/Breite ähnlich wie im Schwerefeld. Diese Eier besitzen also offenbar eine merkliche innere Struktur und sind weniger einer Flüssigkeit als einem ellipsoidförmigen, ein Plastingerüst

[1] Im Ansatz (1) könnte ohne Schwierigkeit berücksichtigt werden, dass der Strahlengang teilweise im Wasser verläuft; es wurde dies aber der Übersichtlichkeit halber unterlassen.

enthaltenden Schwamm zu vergleichen. Das Vorhandensein eines Plastingerüsts (Frey-Wyssling 1938, S. 145) kann durch Zentrifugierung bei *Tubifex* direkt nachgewiesen werden. Im Schwerefeld legen sich die Eier auf einer Unterlage auf die flache Seite, welche etwas eingedrückt wird, sodass die Form tropfenähnlich erscheint.

Abgesehen davon, dass sich das Volumen eines Tropfens aus seinen Dimensionen gar nicht explizit berechnen lässt [1], scheint es daher berechtigt, die Eier in erster Näherung als abgeplattete Rotationsellipsoide anzusprechen. Der Abflachung F der unteren Seite durch die Unterlage kann dadurch Rechnung getragen werden, dass man die Eier in zweiter Näherung als Ellipsoidsegmente betrachtet. Abb. 1 *b* zeigt, wie gut diese Näherung ist.

Das Volumen eines Rotationsellipsoids (Durchmesser D, Höhe H) ist:

$$V_1 = \frac{\pi}{6} D^2 H, \tag{6}$$

dasjenige eines Ellipsoidsegmentes näherungsweise (Bezeichnungen nach Fig. 1 b):

$$V_2 = \frac{\pi}{6} D^2 H \left[1 + \left(\frac{F}{2D}\right)^2\right] \tag{7}$$

mit einem Fehler des Klammerausdrucks von der Grössenordnung $\frac{1}{4}\left(\frac{F}{D}\right)^4$. Für die bei den Eiern vorkommenden Werte von $\frac{F}{D}$ machte das weniger als 1% aus.

Zur Kontrolle der Volumenberechnung kann eine „graphische Volumbestimmung“ durchgeführt werden, indem man eine Photographie der Seitenansicht in schmale Streifen parallel zu F unterteilt, diese ausmisst und die Summe der Volumina der zugehörigen Kreiskegelstümpfe berechnet. Die Ausführung dieses Vergleichs ergab, dass das nach (6) berechnete Volumen (eingeschriebenes Ellipsoid) um etwa 5%, bei Verwendung von (7) nur noch um 2% kleiner war als das graphisch bestimmte.

Fehler von ähnlicher Grösse entstehen schon bei der Ausmessung der Eier. Bei der gewählten Optik hatten die Eier meist einen Durchmesser von etwa 15-20 und eine Höhe von 13-17 Skalenteilen. Bei einer Ablesegenauigkeit von etwa 1/10 Skalenteil ergibt sich für das Volumen ein möglicher Messfehler von ± 2%.

---

[1] Siehe etwa Hdw. d. Naturwiss., Art. Oberflächenspannung.

Manche Eier waren in der Aufsicht nicht kreis-, sondern merklich ellipsenförmig. Sie wurden in diesem Fall als dreiachsige Ellipsoide angesprochen, d.h. für die Volumenberechnung wurde statt D^2 das Produkt aus Länge L und Breite B genommen.

Als Ergebnis der Fehlerabschätzung ist also zu sagen, dass die relative Genauigkeit des Volumens etwa 2% beträgt, während die Absolutbestimmung mit einem möglichen Fehler von 5% behaftet ist.

Ergebnisse.

An 29 Eiern, die im Mittel während 4,3 Stunden beobachtet wurden, wurde das Volumen viertelstündlich gemessen. Die *Eigrösse* kann, wie schon die direkte Beobachtung zeigt, sehr stark variieren. Die nach (6) berechneten absoluten Volumina der Eier lagen zwischen 0,023 mm^3 und 0,063 mm^3. Der Mittelwert betrug 0,042 mm^3 und die mittlere Abweichung davon 15%. Das Volumen des einzelnen Eies ist nicht konstant, sondern zeigt dauernd leichte Schwankungen. Die prozentuale Volumenschwankung eines Eies während der Beobachtungsdauer lag zwischen 0,4% und 11,5% und betrug im Mittel 4,7%. Diese Schwankung des Volumens ist jedoch für enzymatische Versuche zunächst noch ohne grosse praktische Bedeutung, besonders bei den Eisätzen, bei denen sie sehr klein ist im Vergleich zu den starken Grössenunterschieden der einzelnen Eier. Abbildung 2 zeigt die Kurven für einen Satz von 4 Eiern.

Auch die Grösse F, d. h. der Durchmesser der Auflagefläche, ändert sich und dementsprechend auch die Volumkorrektur nach (7). Die Messung der Grösse F an 19 Eiern ergab, dass die Volumkorrektur zwischen 1% und 5% ausmacht. Die Korrekturfaktoren beim einzelnen Ei unterscheiden sich um höchstens 3% (im Mittel 2,1%).

Während die Schwankungen des *Eivolumens* keine ausgesprochenen zeitlichen Regelmässigkeiten zeigten, liessen sich bei der *Eiform* gleichsinnige Veränderungen in bestimmten Entwicklungsphasen feststellen. Die Eiform ist bestimmt durch das Achsenverhältnis D/H (genauer: $\sqrt{LB}/H$). Die Werte lagen zwischen 1,06 und 1,42 (Mittel 1,24) und die Schwankung betrug für das einzelne Ei im Mittel 15%. Im allgemeinen war ein Absinken des D/H-Wertes, d. h. eine Annäherung an die Kugelform

vor dem Stadium der 2. Protuberanzen und ein starkes Ansteigen von D/H, d. h. eine deutliche Abflachung vor der ersten Furchungsteilung zu beobachten.

Charakteristisch ist der Befund, dass das Achsenverhältnis nicht vom Volumen abhängt, sondern dass Eier desselben Satzes auch

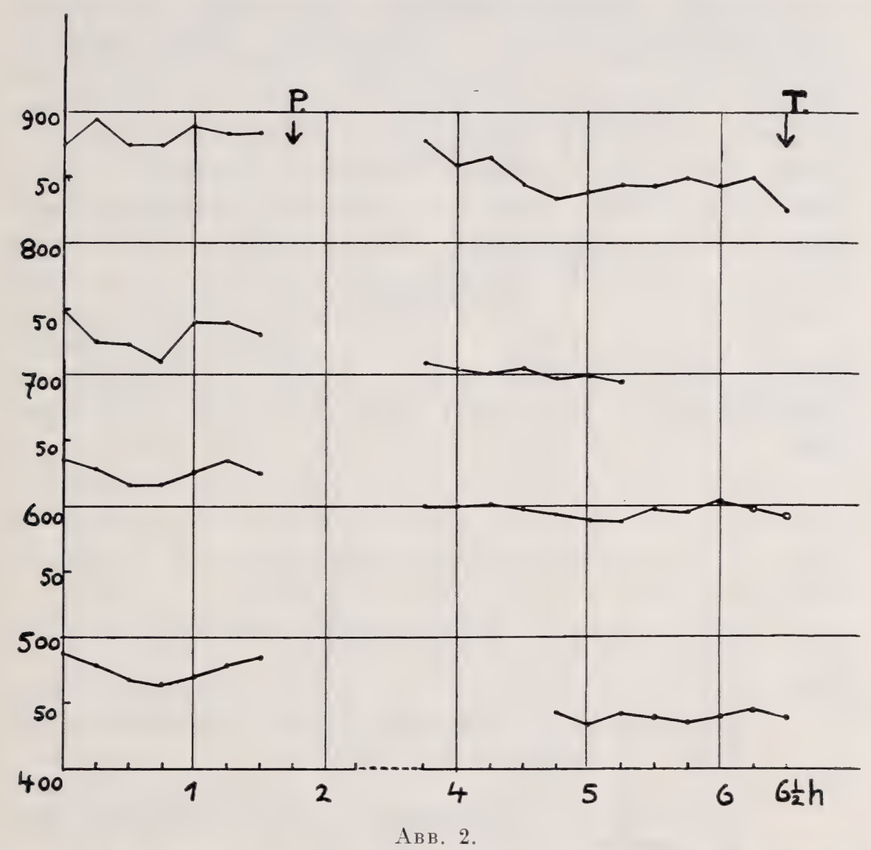


Abb. 2.

Gang des Eivolumens V (willkürliche Einheiten) bei vier Eiern eines Eisatzes. Beginn der Messungen nach Abschluss der ersten Protuberanzen. Der Beginn der 2. Protuberanzen ist durch P bezeichnet, der Beginn der 1. Furchungsteilung durch T. ○ = unsichere Messpunkte wegen Formunregelmässigkeiten. Zwischen 2 ¼ und 3 ¾ Stunden wurde die Beobachtung unterbrochen.

bei sehr verschiedenem Volumen ähnliche Werte und einen ähnlichen Gang des Wertes D/H zeigen. Würde die Form von der Grösse abhängen, so wäre dies ein Hinweis darauf, dass die Eiform

durch die Oberflächenkräfte mitbedingt ist. Da aber die Eiform nicht vom Volumen abhängt, so ist das ein weiterer Grund dafür, sie als durch innere Struktur bedingt anzusehen.

Die vorliegenden Messungen zeigen, dass das *Tubifex*-Ei nicht nur während der Protuberanzenstadien, sondern auch während der ellipsoidförmigen, scheinbar unbeweglichen Stadien dauernd schwache Form- und Volumänderungen ausführt, die wohl als Hinweise auf Änderungen der Eistruktur aufgefasst werden dürfen. Im Zusammenhang mit den Vorgängen der Eireifung scheinen nur gewisse Änderungen der Eiform zu stehen, während die Änderungen des Volumens nicht mit bestimmten Entwicklungsvorgängen korreliert werden können. Das Verhalten der Eiform weist darauf hin, dass das Ei ein inneres, schwammartig strukturiertes Plastingerüst besitzt, das die Eiform massgebend beeinflusst. Für die enzymatischen Versuche sind die Volumenschwankungen praktisch wenig bedeutend, da sie im Verhältnis zu den grossen Unterschieden der Eivolumina (0,023 mm^3—0,063 mm^3) klein sind.

LITERATURVERZEICHNIS

1938. Frey-Wyssling, A. *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate.* Berlin.

1933. Harvey, E. N. and Fankhauser, G. *The tension at the surface of the eggs of the Salamander, Triturus (Diemyctylus) viridescens.* J. Cellul. a. comp. Physiol. 3.

1937. Holter, H., Lehmann, F. E. und Linderstrøm-Lang, K. *Aktivierung der Leucylpeptidase von Tubifex-Eiern durch Magnesiumsalze.* Z. physiol. Chem. 250.

1938. Lehmann, F. E. *Zustandsänderungen im Ei von Tubifex während der Reifungsteilungen.* Arch. exp. Zellforschg. 22.

Tome 46, nº 14. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1939.

Über die Verbreitung der Blepharoceriden-Larven im Bereich des Alpenrheins

(Auto-Referat)

von

Prof. Dr R. LAUTERBORN

Freiburg i. Br.

Der Vortragende gab zunächst einen gedrängten Überblick über Bau und Lebensweise dieser kleinen, aber biologisch wie tiergeographisch gleich interessanten Familie der Dipteren. Etwas eingehender wurden die Larven behandelt, die meist ausgesprochen rheophil zu den charakteristischsten Bewohnern der kalten Sturzbäche der Alpen sowie der höheren Mittelgebirge gehören, wo sie bei uns die Nordgrenze ihrer Verbreitung in den Bächen des Hohen Venns, des Thüringer Waldes und des Harzes erreichen.

Im Bereich des Alpenrheins konnte der Vortragende bisher zwei Gattungen mit drei Arten nachweisen, die alle von dem heute besten Kenner der Blepharoceriden-Larven Dr. Mannheims in Bonn bestimmt wurden. Es sind dies folgende:

1. *Liponeura cinerascens minor* Bischoff.

Diese Art hat die weitaus grösste horizontale und vertikale Verbreitung im Gebiet und findet sich hier von rund 430 m (Serenbach am Walensee) an bis zu 2300 m Höhe empor (Umgebung von Davos), hier in den Gletscherbächen zusammen mit den Larven der Chironomide *Paradiamesa steinboecki.*

2. *Liponeura cordata* Vimmer.

Vielfach mit der vorigen vergesellschaftet, nicht selten in den Bächen zwischen Davos und Klosters, im Sertigbach, etc., weiter

im Davoser Landwasser, hier auch die von den Wellen bespülten Ufersteine besiedelnd. Ausserdem in einem Sturzbach des St. Gotthard bei Amsteg.

3. *Hapalothrix lugubris* Loew.

Diese Gattung dürfte für die Schweiz neu sein. Ziemlich häufig in mehreren Bächen bei Davos und besonders zahlreich in den Bächen des Val Faller, einem Seitengewässer der Julia oder des Oberhalbsteiner Rheins.

Die dritte europäische Gattung der Familie, *Blepharocera*, dürfte in den Bergbächen des Tessins zu erwarten sein, da diese sonst mehr mediterrane Form bereits für das ehemalige Süd-Tirol nachgewiesen ist.

Im Anschluss an diese Ausführungen wurden noch auf die Blepharoceriden im Exkursionsgebiet der Basler Zoologen hingewiesen. In den zum Hochrhein fliessenden Bächen des Südschwarzwaldes, wo schon früher ZSCHOKKE und STEINMANN *Liponeura*-Larven gefunden hatten, konnte der Vortragende in der Schlücht *L. cordata* feststellen, hier zusammen mit der für die Schweiz bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesenen *L. brevirostris*. In den Hochvogesen kommt dazu noch *L. vogesiaca* Hubault.

Tome 46, nº 15. — Juin 1939.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 18. und 19. März 1939.

Über die akrodendrische Fauna

(Auto-Referat)

von

Prof. Dr R. LAUTERBORN

Freiburg i. Br.

Unter diesem Namen fasste der Vortragende diejenigen Tiere zusammen, welche die Wipfelregion unserer Waldbäume, Laubhölzer und Nadelhölzer, bevorzugen und hier ihre Entwicklung durchmachen. Diese Lebensgemeinschaft besteht in der Hauptsache aus Insekten, naturgemäss besonders Xylophagen, unter denen wiederum die Käfer nach Art- und Individuenzahl überwiegen.

Bemerkenswert ist hierbei die Häufigkeit von Formen, die bisher als „selten" galten — in den meisten Fällen aber wohl nur darum, weil ihre eigentlichen Entwicklungsstätten draussen in der freien Natur so schwer zugänglich sind. Als Beweis hierfür wurden zwei Kästen mit all den Insekten vorgezeigt, welche der Vortragende aus den Kronen von Alteichen der Rheinebene unter 2 Quadratmetern Rindenfläche gezüchtet hatte, im Ganzen 37 Arten in 186 Individuen. Dazu wurde noch folgendes bemerkt:

„Das sind doch überraschend hohe Zahlen, besonders wenn wir bedenken, dass sicherlich nicht alle draussen im Material vorhanden gewesenen Tiere bei der Zimmerzucht zur Entwicklung gelangten. Ich glaube, es dürfte nur wenige Beispiele geben, die so eindringlich wie diese uns zu Gemüte führen, wie unvollkommen das Gesamtbild der Insektenwelt unserer Wälder für einen Entomologen bleiben muss, der auf seinen Exkursionen nur der mehr oder weniger bodennahen Fauna seine Aufmerksamkeit widmet,

und nicht daran denkt, welch reiches und vielgestaltiges Leben sich auch über ihm, seinem Blick und Griff entrückt, in den bodenfernen Stammregionen und in den Kronen der Waldbäume entfaltet. Fast nur bei plötzlichem Massenauftreten von Schädlingen in den Wipfeln der Althölzer pflegte man bisher den Blick auch nach oben zu richten."

Zum Schluss regte der Vortragende noch zu weiteren Untersuchungen der akrodendrischen Fauna an, ganz besonders in den urwüchsigen subalpinen Fichtenwäldern, sowie in den Arven- und Lärchenwäldern der Schweiz, wo sicherlich noch gar manche überraschende Funde namentlich an xylophagen Insekten ursprünglich nordisch-sibirischer Herkunft die Mühe des Züchtens lohnen würden.

Tome 46, nº 16. — Octobre 1939.

Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).

von

Paul GASCHE.
(Zoolog. Anstalt der Universität Basel)

Mit 4 Tabellen und 47 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

EINLEITUNG.

Nach dem Umfange der Literatur und der grossen Anzahl von Autoren, die sich mit dem Feuersalamander beschäftigt haben, sollte man eine möglichst genaue Kenntnis der verschiedenen Entwicklungsetappen von *Salamandra salamandra* L. annehmen dürfen. Das Studium der bestehenden Literatur bestätigt aber diese Annahme nicht. Wahrscheinlich setzte die Mehrzahl der Forscher die Kenntnis der Entwicklung dieser Art infolge der umfangreichen Salamanderliteratur voraus. Der Hauptteil der Autoren beschäftigte sich aus diesem Grunde, oder weil biologische Absonderlichkeiten sie mehr anzogen, mit der Untersuchung der Anatomie oder mit der Beobachtung des anormalen Geschehens in der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L.

Die Tatsache, dass die Forscher den seltsameren Tierformen lange Zeit die grösste Aufmerksamkeit schenkten, tritt hier deutlich in Erscheinung. Die Embryonalstadien der biologischen Sonderform *Salamandra atra* L. sind z. B. gut beschrieben und mit photographischen Dokumenten belegt (Wunderer 1910), während die

entsprechenden Stadien der gewöhnlicheren Form *Salamandra salamandra* L. nur in grossen Zügen bekannt sind. In verschiedenen Arbeiten sind Abbildungen von Embryonen vorhanden; doch geben dieselben nur Teilansichten, die für die genaue Bestimmung der Embryonalstadien nicht ausreichen.

Verschiedene Autoren sind der Ansicht, dass die Larven bereits im Spätherbst im Uterus [1] ausgewachsen seien und erst im folgenden Frühling abgelegt werden. Francis (1934) schreibt z. B. in seiner Monographie über die Anatomie des Feuersalamanders (S. 6): "The embryos developing from the eggs fertilized in June have attained full maturity by the autumn". Das Verhalten der Larven im Uterus während des Winters wurde aber nie eingehend untersucht. Auch nach dem Grunde des Zurückhaltens im Uterus während des Winters wurde meines Wissens nie geforscht. Ebenso ist der Ablauf der Metamorphose der Larven nur oberflächlich beschrieben. Die während der Umwandlung in das Farbkleid des erwachsenen Salamanders sich abspielende Umfärbung ist, weil am augenfälligsten, am eingehendsten beschrieben worden. Alle anderen äusseren Veränderungen der Salamanderlarve und ihr zeitlicher Ablauf während der Metamorphose sind aber in ihrer Gesamtheit noch nicht bekannt. Auch fehlt in der Literatur eine genaue Festlegung von Metamorphosestadien des Feuersalamanders. Missverständnisse und Unklarheiten infolge subjektiver Bezeichnung des Metamorphosegrades sind häufig.

Im I. Teile der hier vorliegenden Arbeit wurde deshalb versucht, die Kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. (im Folgenden als *S. sal.* bezeichnet) zu erweitern. Besonderes Augenmerk wurde dabei der Winterphase und der Metamorphose der Larven geschenkt. Die Beschreibung von Embryonal-, Larven- und Umwandlungsstadien soll dazu beitragen, die verschiedenen Entwicklungsphasen von *S. sal.* präzisieren zu können. Im Zusammenhange mit diesen Untersuchungen werden noch einzelne Teilprobleme geklärt (z. B. mutmasslicher Entwicklungsgrad der Embryonen während des Sommers, mütterlicher Anteil an der Ontogenese, Auseinandersetzung mit Kammerer's Anpassungsexperimenten).

---

[1] An Stelle des Ausdruckes Ovidukt verwende ich in der vorliegenden Arbeit die im deutschen Sprachgebiet übliche Bezeichnung Uterus.

Im II. Teile dieser Studie wurde der grossen Bedeutung wegen das Verhalten der Schilddrüse im Lebenszyklus (bis nach der Metamorphose) von *S. sal.* dargestellt. Es erübrigt sich, eingehend auf die Wichtigkeit des endokrinen Systems, speziell der Schilddrüse, für das Zustandekommen der Metamorphose einzutreten. Ich verweise auf die zusammenfassende Arbeit von Marx (1935): „Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls".

Die Tatsache, dass ohne Schilddrüsenhormon die Umwandlung der Amphibien nicht zu Stande kommt, gab Anlass zu ungezählten experimentellen Untersuchungen. Die unterschiedlichen, widersprechenden Befunde an Urodelen sind besonders auf 2 Mängel zurückzuführen:

1. Das Normalverhalten der Schilddrüse im Lebenszyklus der betreffenden Arten war nicht genügend untersucht.
2. Die für die Versuche verwendeten Arten sind in Bezug auf den Metamorphoseablauf nicht gleichwertig.

Auf Grund dieser allgemeinen Erkenntnis wird nun in neuester Zeit dem Normalverhalten der Schilddrüse bei den Amphibien erhöhte Beachtung geschenkt und somit das Fundament für weitere experimentelle Untersuchungen gelegt: Sklower (1925) untersuchte *Rana temporaria* L., Uhlenhuth (1927): *Ambystoma opacum*, Grant (1930 u. 1931): *Ambystoma opacum* und *jeffersonianum* und Meisenheimer (1936): *Rana temporaria* L. (adulte Phase).

Europäische Urodelen waren bis heute noch nicht Gegenstand eingehender Untersuchungen, und doch wäre die vivipare Form *Salamandra salamandra* L. als Vergleich mit den beiden untersuchten amerikanischen Salamandern von grosser Bedeutung, da sie sich innerhalb der Urodelen durch einen besonders regelmässigen, harmonischen Ablauf der Metamorphose und durch die Viviparität auszeichnet.

So erschien es als interessante Aufgabe, die Entwicklung und das Verhalten der Schilddrüse von *S. sal.* in den verschiedenen Entwicklungsphasen zu verfolgen. Kuhn (1933) und Hartwig (1936) benutzten Embryonen und Larven des Feuersalamanders zu experimentellen Untersuchungen. Da besonders Hartwig zu Ergebnissen gelangte, die im Widerspruch zum Normalverhalten der Schilddrüse stehen, untersuchte ich ebenfalls noch die Abhängig-

keit der Schilddrüsenstruktur von der Wassertemperatur und den Einfluss des Hungerns auf die Schilddrüse.

Das Verhalten der Schilddrüse von *S. sal.* während der Umwandlung erlaubte mir auch, auf den Vorgang der Kolloidentleerung näher einzutreten und zu den bestehenden Auffassungen über die Funktion Stellung zu nehmen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann für die umsichtige Leitung der Untersuchungen herzlich zu danken. Ebenfalls sei hier den Herren Professoren Dr. R. Geigy und Dr. Ed. Handschin für ihr stetes Interesse, das sie meiner Arbeit entgegengebracht haben, gedankt.

MATERIAL UND TECHNIK.

a) *Herkunft der Salamander.*

Mit Ausnahme von 15 trächtigen Salamanderweibchen vom Solling (Westfalen) stammt mein gesamtes Material aus der Umgebung von Reigoldswil im Basler Jura (500 m ü. M.). Sämtliche in die Untersuchung einbezogenen Tiere gehören der Subspezies *Salamandra salamandra* forma od. var. *taeniata* Dürigen an.

Das einzige äussere Unterscheidungsmerkmal der Geschlechter, nämlich platte, abgeflachte Kloakenregion des Weibchens gegenüber der durch die Kloakendrüsen (Francis, 1934: cloacal gland) vorgewölbten Kloakenregion des Männchens, ist nicht immer scharf abgrenzbar, und deshalb schickten mir meine Sammler in Reigoldswil stets alle grösseren Salamander.

Schreiber (1875), Benecke (1880), Kaufman (1913) u. a. machen Angaben über die Verteilung der Geschlechter in den ihnen zugesandten Salamanderfunden. Schreiber kommt in der "Herpetologia europaea" zum Schluss, dass die Weibchen die Männchen an Zahl weitaus überwiegen, die letzteren gehören sogar zu den Seltenheiten. Benecke erhielt von Mitte Mai bis Mitte September in ungefähr 8 bis 14 tägigen Pausen ca. 600 Salamander aus dem Harz, dem Riesengebirge, aus Thüringen und Tirol, und bei allen Sendungen waren beide Geschlechter in ganz gleicher Zahl vertreten. Laura Kaufman bezog ihre Salamander *(typica)* aus Maków in den Karpathen (400 m ü. M.) und fand unter ihrem

Material kaum 30% Weibchen. Diese abweichenden Befunde lassen doch die Praevalenz des einen oder anderen Geschlechts in verschiedenen Gebieten vermuten, obschon Zufallsfunde ebenfalls ähnliche Abweichungen ergeben könnten.

Tabelle 1.

Zusammenstellung über die Geschlechterverteilung von Salamandra salamandra *L. in der Gegend um Reigoldswil, im Basler Jura (500 m ü. M.).*

Ankunft der Sendung	Anzahl Sal.	Weibchen	Männchen
28. III.1936	31	6	25
27. IV.1936	60	20	40
13. V.1936	44	21	23
1. VII.1936	26	7	19
10. VII.1936	18	5	13
14. VII.1936	56	22	34
28. VII.1936	26	6	20
15. VIII.1935	25	4	21
18. VIII.1937	31	7	24
17. IX.1935	14	—	14
22. IX.1936	48	11	37
23. IX.1935	45	3	42
25. IX.1936	124	26	98
Total	548	138	410

Alle Reigoldswiler Salamandersendungen vom März bis Oktober wurden auf das zahlenmässige Verhältnis der Geschlechter hin untersucht. Tabelle 1 gibt die Zusammenstellung der Befunde. Die Zahl der Männchen überwiegt bei jeder Sendung; dagegen schwankt das Verhältnis der beiden Geschlechter stark. Schlüsse über das unterschiedliche jahreszeitliche Auftreten der beiden Geschlechter im Freien lassen sich infolge des zu geringen stati-

stischen Materials nicht ziehen. Im Gesamten fallen auf 548 Salamander 138 Weibchen und 410 Männchen, was ungefähr einem Verhältnis von 1 : 3 entspricht. Der Vorwurf, die Weibchen könnten sich mehr als die Männchen in verborgeneren Gebieten aufhalten und von den Sammlern übersehen worden sein, muss zurückgewiesen werden, da öfters systematisch mit der Taschenlampe alle möglichen Schlupfwinkel abgesucht wurden. Sollten trotzdem Weibchen dem Fange entgangen sein, so muss dennoch infolge des grossen Zahlenunterschiedes in der Gegend um Reigoldswil ein Überwiegen der Männchen angenommen werden.

Sämtliche Salamander wurden bis zu ihrer Verwendung in den Terrarien des Institutes gelassen, wo ihnen feuchte Umgebung und Unterschlupf unter Steinplatten, sowie genügend Moos, ein ziemlich natürliches Milieu schafften. Salamander werden in der Gefangenschaft besonders während des Sommers häufig vom Pilze *Monilia batrachea* Skott befallen. Die mit dem Pilze behafteten Tiere sind kenntlich an den geschwürartigen Wunden an Kieferrändern, Kehle, Zehenspitzen, Umgebung der Kloake und an der Schwanzspitze. Diese Krankheit kann sehr verheerend wirken; sie wird übertragen, und in fortgeschrittenen Stadien ist Heilung kaum möglich. Aus diesem Grunde wurden sämtliche Salamander mit den ersten Anzeichen dieser Krankheit isoliert.

Beim Beginn der verschiedenen Versuche wurden die Weibchen in Aquariengläser gebracht, wo ihnen Wasser zur Ablage ihrer Larven zur Verfügung stand. Eine besonders sorgfältige Pflege erhielten (im Sommer 1936) 43 stattliche Weibchen und ebenso viele Männchen. Ich wollte die Weibchen zur Gewinnung von Embryonen benützen. Hielt ich Regenwürmer, Schnecken und Asseln den Salamandern bloss vor die Schnauze, so frass nur hie und da ein Tier. Aus diesem Grunde musste eine andere Fütterungsmethode angewandt werden. Jeden Abend wurden in 5 grosse Aquariengläser je 4—5 Salamander zusammen mit Regenwürmern, Schnekken, Asseln und nassem Gras gebracht, so dass die Menge der aufgenommenen Nahrung bestimmt werden konnte. Alle Salamander konnten auf diese Weise zu regelmässiger Nahrungsaufnahme gebracht werden. Die Sektion der Weibchen Ende Juli, Anfangs August, also zu einer Zeit, wo Embryonen im Uterus sein sollten, zeigte gefüllte Darmtractus, durchblutete Uteri und Ovarien mit grossen Eiern, aber nur in einem Falle Embryonen im Uterus.

Demgegenüber steht der Befund der Weibchen, welche Mitte Juli bis Mitte Oktober 1936 in der Umgebung von Reigoldswil gesammelt worden waren. Fast sämtliche dieser Weibchen waren trächtig. Obschon bei den Terrariensalamandern natürlichen Haltebedingungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde, scheinen doch die Weibchen in Bezug auf die Trächtigkeit durch die Gefangenschaft oder andere Faktoren stark beeinflusst worden zu sein.

b) *Aufzucht der Larven.*

Nach Kuhn (1933) (S. 17) ist es für den normalen Entwicklungsverlauf von der Geburt bis zur Metamorphose nicht Voraussetzung, dass die Ruheperiode im Uterus voll durchgemacht wird. Eigene Versuche zeigten, dass dies nicht nur für den Entwicklungsgang bis zur Metamorphose zutrifft, sondern dass auch der Ablauf der Resorptionsprozesse während der Umwandlung sich nicht verschiebt, wenn die Ruheperiode im Uterus wegfällt. Für meine Untersuchungen während der Umwandlung legte ich deshalb keinen Wert darauf, ob die Larven während des Winters oder im Frühling dem Uterus entnommen wurden. Dafür wurden aber die Aussenbedingungen möglichst konstant gehalten. Der frühe oder späte Eintritt der Metamorphose ist nämlich, abgesehen von Innenfaktoren (Schilddrüse, Hypophysenvorderlappen etc.), von verschiedenen Aussenfaktoren abhängig (Ernährungsintensität, Temperatur, Wasserverunreinigung, Wasserstand, Anzahl der im gleichen Gefäss vorhandenen Larven u.s.w.). Die während der Umwandlung beobachteten und fixierten Larven wurden zum grössten Teile einzeln in 3/4 l Einmachgläsern mit einem Wasserstande von 3—4 cm aufgezogen. Alle 3—4 Tage erneuerte ich das Wasser, wobei das frische Wasser jeweilen um einige Grade kälter war als das alte, und brachte gleichzeitig einen Klumpen Tubifex ins Glas. Bei einer Wassertemperatur von ungefähr 20° C brauchten die Larven mit wenigen Ausnahmen $1^1/_2$—2 Monate bis zu ihrer Verwandlung. Die Aufzucht bot keine Schwierigkeiten, obschon im Freien die Larven an klares Quellwasser gebunden zu sein scheinen. Vor der Metamorphose legte ich einen das Wasser überragenden Stein ins Wasser, der auch stets von den sich umwandelnden Larven zum "An Land Gehen" benützt wurde. Larven, die gemeinsam im gleichen Gefäss aufgezogen wurden, brauchten

bis zu ihrer Umwandlung länger als die Larven der Einzelzuchten, erreichten aber auch eine grössere Länge.

Zur Ausmessung narkotisierte ich die Larven mit M.S. 222 (Sandoz- Basel) und die Umwandlungsstadien in Wasser, dem einige Tropfen Schwefeläther beigegeben wurde. Die Schwefeläthernarkose darf nur sehr schwach sein, weil sonst die Lipoide gelöst werden, also die typische Gelbfärbung während der Umwandlung gestört wird und sich bereits vor der 1. Häutung Hautfetzen vom Körper loslösen können. Einen Einfluss des Schwefeläthers in geringer Dosis auf den Ablauf der Metamorphose konnte ich nicht feststellen. Als Messinstrument diente eine Schublehre mit Noniuseinteilung und versehen mit zwei langen Greifspitzen, die eine genügend genaue Ausmessung der Larven ermöglichte.

Sämtliche photographierten Embryonen und Larven wurden in Narkose unter Wasser mit der Leicaeinrichtung der Zoologischen Anstalt aufgenommen. Die Embryonen fixierte ich vor der Aufnahme in $4^0/_0$ Formol.

Vor jeder Wägung trocknete ich die Larven auf Fliesspapier. Fehlerberechnungen zeigten, dass das Gewicht auf zwei Stellen nach dem Komma bestimmt werden darf.

Als Fixierungsflüssigkeit bewährte sich für die Embryonalstadien Zenkersche Flüssigkeit, für Larven- und Umwandlungsstadien Heidenhains "Susagemisch", Zenkersche Flüssigkeit und besonders für Larven das Gemisch von Duboscq-Brasil. Die Embryonen fixierte ich total, dagegen von den Larven- und Umwandlungsstadien nur den Kopf, dem ich noch die Schnauze abschnitt. An grossen Köpfen schlitzte ich die Haut der Kehlregion auf.

Die Objekte wurden über absoluten Alkohol, Toluol I und II in Paraffin I und II gebracht, wo sie in Paraffin II vom Schmelzpunkte 55°—60° C eingebettet wurden. Gewöhnlich zerlegte ich die Objekte in Serienschnitte von 6, 8 oder 9 μ Dicke. Zur Färbung der Schnittserien erwies sich nach mehreren Vorversuchen mit den verschiedensten Farbflüssigkeiten Haemalaun-Orange sowie Haemalaun-Eosin für die jungen Embryonen und Heidenhains Azanfärbung (Azokarmin G) für ältere Embryonen, für die Larven- und Umwandlungsstadien als ausreichend.

I. TEIL.

BESCHREIBUNG DER ENTWICKLUNG VON SALAMANDRA SALAMANDRA L. VOM SCHWANZKNOSPENSTADIUM BIS NACH DER METAMORPHOSE.

A. Beschreibung von Embryonalstadien.

Rusconi (1854) gibt in seiner vorbildlichen, sehr sorgfältigen Abhandlung über die Biologie und Anatomie des Feuersalamanders eine gute Beschreibung der Embryonalstadien. Leider mangelt den Abbildungen, besonders in den frühen Stadien, die nötige Schärfe und Natürlichkeit. Spätere Autoren, Benecke (1880), Berweger (1926), Theis (1932) u. a. geben teils unzulängliche Beschreibungen einzelner in ihre Untersuchungen einbezogener Embryonen. Theis (1932) gibt Abbildungen (Abb. 1, 2, 3, S. 359) von "etwa 12 mm" langen Embryonen, die in Wirklichkeit, ersichtlich am mitphotographierten Millimeterpapier, eine Länge von 14—15 mm besitzen. Die Photos lassen deutlich die Anlagen der Vorderextremitäten erkennen; trotzdem schreibt Theis (S. 359): "Extremitätenanlagen fehlen".

Aus diesen Gründen gebe ich eine Beschreibung von 6 verschiedenen Embryonalstadien, die sich besonders deutlich voneinander abheben. Photos geben die betreffenden Stadien in verschiedener Ansicht wieder.

Stadium 1 (Abb. 1).

Weibchen E 91, 15.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 16,5 cm.
Länge der Embryonen: 6,2—6,5 mm.

Der Dotter überwiegt stark an Masse. Der Kopf überragt die Dottermasse und hebt sich deutlich von ihr ab. Die Mundbucht ist unter dem stark vorgewölbten Vorderhirn als schwache Einbuchtung in der Seitenansicht sichtbar. Die Stelle der späteren Augenbildung ist mit dem Binokular als kreisförmige Erhebung

mit zentraler muldenförmiger Vertiefung angedeutet. Die Kiemenregion tritt als undifferenzierte, aber umfangreiche Vorwölbung zu beiden Seiten des Kopfes, knapp vor dem Übergange des Kopfes in den dotterhaltigen Rumpfteil, deutlich in Erscheinung. Die Anlage der Vorderextremitäten ist als kaum sichtbare Wölbung im vorderen Rumpfabschnitte, dem Dotterdarm aufliegend, angedeutet. In dieser vorderen Zone des Rumpfes sind 6—10 Rumpf-



Abb. 1.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 1 (Länge: 6,2—6,5 mm).

segmente mit kranio-kaudaler Differenzierungsabnahme sichtbar. Der hintere Teil des Rumpfes und die Schwanzknospe heben sich als leistenförmige Erhebung von der Dotterkugel ab und folgen ihrer Wölbung. Die Schwanzknospe ist kurz, mit der Dotterkugel verwachsen und zeigt keine seitliche Abplattung und keine Andeutung einer Flossensaummembran.

Stadium 2 (Abb. 2).

Weibchen E 92, 16.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 15,5 cm.
Länge der Embryonen: 8,5 mm.

Der Dotter überwiegt immer noch an Masse, der Embryo ist aber bedeutend grösser geworden. Die, obschon nur geringe, Pigmentierung von Kopf und Rumpf hebt den Embryo von der hellen Dotterkugel ab. Die Mundbucht ist infolge der Scheitelbeuge des Gehirns in der Seitenansicht als deutliche Einbuchtung und von unten als Querfurche sichtbar. Die kreisförmige Erhebung des

Auges hebt sich zu beiden Seiten des Kopfes, oberhalb und etwas vor der Mundbucht, obschon die Pigmentierung der Augen noch fehlt, merklich ab. Die grossen Kiemenwülste zu beiden Seiten des hinteren Kopfabschnittes lösen sich in je drei Hügel auf, aus welchen nun je ein zapfenförmiger Fortsatz auswächst. Die vorderen Rumpfsegmente, sowie die Herzanlage als Vorwölbung

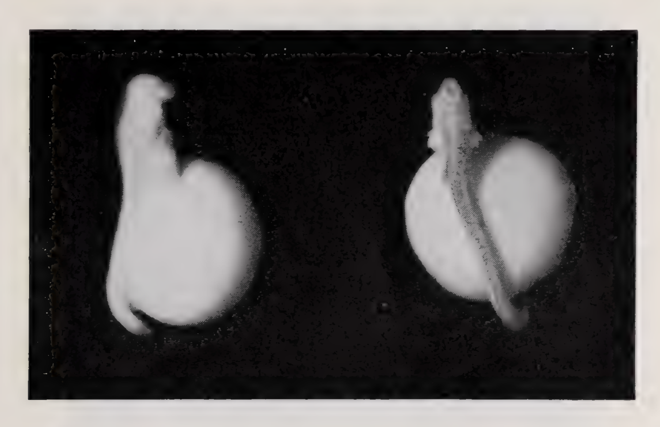


Abb. 2.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 2 (Länge: 8,5 mm).

treten deutlich hervor. Die beiden Vorwölbungen der Vorderextremitäten liegen oberhalb der eigentlichen Dottermasse. Der Schwanz hat gegenüber Stadium 1 an Länge zugenommen und überragt die Dotterkugel, ist aber noch stark gekrümmt. Die Abplattung der Schwanzknospe ist gering; dagegen verläuft vom Schwanzende bis über die Rückenmitte ein schmaler Saum, der die erste Anlage des dorsalen Flossensaumes darstellt. Ebenso ist der ventrale Flossensaum in seiner Anlage vorhanden.

Stadium 3 (Abb. 3).

Weibchen E 98, 20.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 16,5 cm.
Länge der Embryonen: 11—11,2 mm.
Kiemenlänge: 1,3—1,5 mm.

Die Embryonen bewegen sich bereits bei Druck im Uterus. Gegenüber Stadium 2 ist der Entwicklungsfortschritt beträchtlich.

Der Embryo liegt nicht mehr auf der Dotterkugel, sondern der Dotter ist ein Teil des Embryos geworden. Die Kopfproportionen sind ausgeglichener. Das Vorderhirn hat sich etwas aufgerichtet, so dass die Mundbucht in der Seitenansicht nicht mehr so stark eingedellt erscheint wie in Stadium 2. Die Querfurche des Mundes ist dagegen deutlicher und bereits gebogen, der Mund ist aber



Abb. 3.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 3 (Länge: 11—11,2 mm). Kiemenlänge: 1,3—1,5 mm.

noch nicht durchgebrochen. Die Augen heben sich durch die Pigmenteinlagerung in ihrem oberen Teile von der schwach pigmentierten Umgebung ab. Die Kiemenfortsätze sind leicht pigmentiert und besitzen Verdickungen, aus denen ein bis zwei Knospen der späteren Kiemenästchen hervorstossen. Die Vorderextremitäten sind als deutliche Warzen sichtbar; auch erscheinen nun die Hinterextremitäten als schwache, kaum sichtbare Vorwölbungen im Winkel zwischen Dottermasse und Schwanzbeginn. Das Schwanzende ist noch gebogen, der Schwanz ist leicht seitlich abgeplattet, und der dorsale und ventrale Flossensaum sind deutlich sichtbar. Die Pigmentierung hat sich auf den Schwanz ausgedehnt, so dass nun die ganze dorsale Körperoberfläche gefärbt ist.

Stadium 4 (Abb. 4).

Weibchen E 86, 15.VII.1936 (Reigoldswil). Länge: 17,5 cm.

Länge der Embryonen: 13 mm.

Kiemenlänge: 2,5—3 mm.

Der Embryo erhält durch die intensivere Pigmentierung des Kopfes, des Rückens und des Schwanzes und die stärkere Pigment-



Abb. 4.

Embryonen von *Salamandra salamandra* L.

Stadium 4 (Länge: 13 mm). Kiemenlänge: 2,5—3 mm. Die beiden oberen Abbildungen zeigen die natürliche, eingerollte Lage der Embryonen in der Eihülle.

einlagerung in den Augen, abgesehen vom noch stattlichen Dotterbauch, larvale Charakterzüge. Der Munddurchbruch hat noch nicht stattgefunden, aber die Mundfurche ist bereits stark differenziert. Die Kiemen sind zart verästelt, aber noch kurz. Der abgeplattete, ausgestreckte Schwanz mit den beiden durchsichtigen, lamellenartigen Flossensäumen ermöglicht den Embryonen bei Reizung im Wasser Schwimmbewegungen auszuführen. Die Vorderextremitäten sind als deutliche Zapfen nach hinten gerichtet, während die Hinterextremitäten als wulstartige Erhöhungen im

Winkel zwischen Dottermasse und hinterer Rumpfzone zu finden sind.

Stadium 5 (Abb. 5).

Weibchen E 1, 15.VIII.1935 (Reigoldswil).
Länge der Embryonen: 22 mm (Kiemenfadenstadium).
Kiemenlänge: 5,5—6,5 mm.



Abb. 5.
Embryonen von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 5 (Kiemenfadenstadium) Länge: 22mm.
Kiemenlänge: 5,5—6,5 mm.

Die Pigmentierung hat bedeutende Fortschritte zu verzeichnen. Sämtliche Pigmentarten (Melanophoren, Lipophoren, Guanophoren) sind sichtbar. Der Kopf hat seine larvale Ausgestaltung fast vollständig erreicht. Der Mund ist durch die Streckung der Hirnaxe an die Spitze des Kopfes gerückt, ist offen, und die larvalen Lippensäume sind vorhanden. Die Kiemen haben noch nicht das Maximum ihrer embryonalen Länge erreicht. Der Flossensaum hat einen vollkommen larvalen Umriss. Von der Mitte des Rückens steigt der Flossensaum kaudalwärts sachte an, bildet eine mehr oder weniger deutliche Ecke noch vor der Hinterbeinhöhe und verläuft horizontal nach hinten, biegt am Schwanzende um und verläuft bis zur Kloake, an welcher er als breites Band ansetzt. Die Vorderextremitäten mit ihren Zehen sind differenziert, aber noch kurz. Die Hinter-

extremitäten stehen als längliche Zapfen nach hinten vom Körper ab, ohne indessen am Ende Andeutungen der beginnenden Zehendifferenzierung zu besitzen. Der Dotterkreislauf ist mächtig entwickelt. Eine Querfurche auf der Dottermasse gibt deren Darmcharakter an.



Abb. 6.
Embryo von *Salamandra salamandra* L.
Stadium 6 (eigentl. Kiemenfadenstadium). Länge: 28 mm. Kiemenlänge: 7,5—8 mm. Maximale Ausbildung der embryonalen Kiemenfäden.

Stadium 6 (Abb. 6).

Weibchen E 151, 30.VIII.1937 (Reigoldswil) Länge: 17,5 cm.

Länge der Embryonen: 27—28 mm (eigentl. Kiemenfaden stadium).

Kiemenlänge 6,5—8 mm.

Der Kopf hat seine larvale Ausgestaltung weitgehend erreicht. Die Vorderextremitäten sind voll ausdifferenziert. Die Hinterextremitäten stehen vom Körper ab; sie sind noch kurz, aber die Zehen sind ausgebildet. Die embryonalen Kiemenfäden haben ihre maximale Länge erreicht. — Die Kiemen der Embryonen sind bekanntlich anders gebaut als die Kiemen der geburtsbereiten Larven im Frühling. Die Kiemenstämme der ersteren sind mit langen, zarten Kiemenästchen (Kiemenfäden) versehen, und ihr Maximum wird bei einer Embryolänge von 25—28 mm und einer Kiemenlänge von 7—8 mm ungefähr Ende August erreicht. Diese Periode fällt zusammen mit der Zeit des umfangreichsten inneren Dotterumsatzes, also mit dem grössten Sauerstoffverbrauch der Embryonen. Lange bevor der Dotter restlos resorbiert ist (Mitte September), beginnen sich die Kiemenästchen zu verkürzen; sie werden dicker, und die Kiemen bekommen ein fiederartiges Aussehen. Der Kiemenstamm wird ebenfalls kompakter, und Mitte bis Ende September haben die Kiemen nur noch eine Länge von ungefähr 3,5 mm. In diesem Zustande verbleiben sie dann bis zur Ablage der Larven im Frühling. Auf diese vorübergehend embryonalen langen Kiemenästchen hat bereits Rusconi (1854)

hingewiesen (S. 39, und Fig. 10, Pl. I). Er fand sie stets in den ersten Tagen des September. Nach KUHN (1933) haben die "Kiemenfäden" bei einer Embryolänge von 2,5—3 cm ihre grösste Ausbildung. Die langen, zarten Kiemenästchen, die den Kiemenstamm 2—3 mal an Länge übertreffen, sind also ein typisch embryonales, transitorisches Organ. Abbildung 9*a* und *b* zeigen die beiden Kiemenzustände.



ABB. 7.
„Winterlarven" von *Salamandra salamandra* L.
Länge der Larven: 34 mm. Kiemenlänge: 3,5 mm. Larve rechts: mit deutlich hellem Dotterbauch (22.X.1936).

Winterlarven (Abb. 7) (betr. Bezeichnung "Larven" siehe Seite 430).

Weibchen E 120, 22.X. 1936 (Reigoldswil) Länge: 17 cm.

L a r v e n l ä n g e : ca. 34 mm.

K i e m e n l ä n g e : ca. 3,5 mm.

Mitte Oktober haben die Embryonen dieses Stadium erreicht. Von oben betrachtet gleichen die Larven vollkommen den geburtsbereiten Frühlingslarven. Die längsten Kiemenästchen haben höchstens noch die Länge des Kiemenstammes (Abb. 9*b* u. *c*). Die mit Dotter gefüllten Darmwandungen scheinen durch die Bauchhaut hindurch. Geburtsbereite Frühlingslarven zeigen im Gegensatz dazu an Stelle des gelben Bauches der Winterlarven einen blassgelben, grauen oder dunkeln Bauch.

B. Mutmasslicher Entwicklungsgrad der Embryonen der Reigoldswiler-Salamander während des Sommers.

Infolge der intrauterinen Entwicklung von *S. sal.* ist es ausserordentlich schwierig, den zeitlichen Ablauf der Embryonalentwicklung

zu bestimmen. Auf Grund der vielen Sektionen, die ich im Sommer 1935 und 1936 ausführte, kann der Entwicklungsgrad der Embryonen im Uterus während des Sommers und Herbstes ungefähr festgelegt werden. Der Schwankungsbereich scheint gelegentlich besonders gross zu sein. Bei Weibchen, die ich Mitte Juli 1936 öffnete, hatten die kürzesten Embryonen eine Länge von erst 6 mm (Weibchen E 91) und die längsten bereits eine solche von 13 mm (Weibchen E 86). Die Befruchtungszeit scheint also in der gleichen Gegend mitunter stark zu schwanken (Grönroos 1895 machte die gleiche Beobachtung). Vier Weibchen, die ich Mitte August 1935 öffnete, enthielten dagegen Embryonen, die sich im gleichen Entwicklungszustande befanden.

In der Gegend um Reigoldswil scheinen die Eier Ende Juni befruchtet zu werden. Mitte Juli haben die Embryonen eine Länge von 8—11 mm; Mitte August sind sie auf Stadium 5 (Länge 22—25 mm). Ende August bis Anfang September erreichen die Kiemenästchen bei einer Embryolänge von 25—28 mm ihre maximale Länge (Kiemenfadenstadium). Die Kiemenfäden werden nun bedeutend kürzer, die Kiemen bekommen ein fiederartiges Aussehen, und Mitte bis Ende September weisen die Embryonen larvales Aussehen, aber noch grosse Dottervorräte in der Darmwand auf. Mitte Oktober haben sie Stadium "Winterlarven" (Abb. 7) erreicht mit "Wachstumspotenzen" des Dotters von 3—2 mm (siehe S. 429).

Rusconi (1854) hat durch Vergleiche innerhalb seines umfangreichen Materials seine aufeinanderfolgenden Embryonalstadien zeitlich bestimmt. Um Vergleichsresultate zur uterinen Entwicklung zu erhalten, versuchte er die Embryonen ausserhalb des Mutterkörpers in Wasser aufzuziehen. Dies gelang ihm trotz sorgfältigen Versuchsanordnungen erst von seinem Stadium 8 an (Embryolänge ca. 15 mm). Born (1879) experimentiert mit 9—10 mm langen Embryonen in $^3/_4$% Kochsalzlösung mit intensiver Durchlüftung. Nach drei Wochen starb sein letzter Embryo mit einer Länge von 12,5 mm. Born führt den Tod der Embryonen auf den Mangel der richtigen isotonen Flüssigkeit zurück. Kammerer (1904) findet keine Schwierigkeiten in der extrauterinen Aufzucht der Embryonen. Eier, bei denen "kaum eine Spur vom Embryo" zu sehen war, wurden zuerst in physiologischer Kochsalzlözung und dann in gut durchlüftetem Wasser aufgezogen.

Kammerer macht aber keine genauen Angaben; er findet sie wahrscheinlich überflüssig! Theis (1932) brachte 14—15 mm lange Embryonen (von ihrer Eihülle befreit) in fliessendes Wasser. Die Embryonen gediehen "wider Erwarten" gut (S. 361). In der Zusammenfassung der Ergebnisse (S. 413) schreibt Theis, dass bereits Embryonen von 7 mm die Befähigung haben, in langsam fliessendem Wasser weiter zu leben! Die Befunde von Rusconi und diejenigen von Theis an 14 bis 15 mm langen Embryonen kann ich durch eigene Versuche bestätigen. Wurde bei meinen Versuchen die Eihülle nicht entfernt, so starben die Embryonen nach kurzer Zeit.

Der Aufenthalt im Wasser hat eine Entwicklungsbeschleunigung zur Folge, und die langen, zarten embryonalen Kiemenästchen kommen nicht zur Ausbildung, oder wenn solche schon vorhanden sind, werden sie bald reduziert.

C. Mütterlicher Anteil an der Ontogenese.

Wiedersheim (1890) untersuchte den histologischen Bau des Uterus von *Salamandra atra* L. Er konnte während der Trächtigkeitsperiode vereinzelt zerrissene Epithelien finden. "Durch diese tiefgreifenden Vorgänge werden selbstverständlich immer mehr Capillaren aufgeschlossen und je mehr nun das Material der Nahrungseier verbraucht wird und sich seinem Ende nähert, umso mehr tritt die Mutter durch Beisteuerung von Blut, Lymphe und zerfallenden Epithelien für den Verlust ein". Wiedersheim fand ähnliche Verhältnisse bei *S. sal.*; diese Beobachtungen fanden aber keine Bestätigung. Schon Stüve (1889) sah Blutkörperchen, welche aus den Gefässen des Uterus in das umgebende Bindegewebe übergetreten waren, und er spricht von der Möglichkeit einer Auswanderung der Blutkörperchen. Er bringt aber diesen Vorgang mit der Erneuerung des Epithels im Eileiter in Beziehung und zweifelt daran, dass den Blutkörperchen eine ernährende Tätigkeit zuzuschreiben sei. Schwalbe (1896) untersuchte speziell den histologischen Bau der Uteri während der Trächtigkeit von *Salamandra atra.* Auf Grund seiner Schnitte widerlegte er die Ansicht Wiedersheim's. Kaufman (1913) verfolgte die Degenerations-

erscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei *S. sal.* und schenkte dabei der Ernährungsweise der Embryonen im Uterus besondere Aufmerksamkeit. Nach KAUFMAN sind die Wände des Uterus während der Trächtigkeit glatt und durchaus nicht gefässreicher als die des nichtträchtigen. Der Blutzufluss ist allerdings während der Trächtigkeit intensiver. Weiter sind die Kiemen der Larven von den Uteruswänden während ihres ganzen uterinen Lebens durch die Eimembran und den Schwanz, welcher die Kiemen bedeckt, geschieden. Schon diese morphologischen Tatsachen weisen nach Laura KAUFMAN darauf hin, dass die Entwicklung des Feuersalamanders von der Zufuhr von Nahrung vom Uterus unabhängig ist. Als weiteren Beweis hiefür bestimmte KAUFMAN die Frischgewichte verschiedener Entwicklungsstadien und verglich sie mit den Frischgewichten der Entwicklungsstadien von *Salamandra atra.* Dieses Argument muss als zu wenig beweiskräftig zurückgewiesen werden, da allein Trockengewichte über Nahrungsaufnahme etwas aussagen können.

Trockengewichtsbestimmungen an Embryonen von S. sal.

Vor einiger Zeit führten Prof. PORTMANN und Dr. HEDIGER im hiesigen Institut solche Trockengewichtsbestimmungen aus. In zuvorkommender Weise stellen sie mir ihre Resultate zur Veröffentlichung zur Verfügung. Tabelle 2 gibt die Zusammenstellung der erhaltenen Zahlen. Die Menge der Trockensubstanz nimmt während der Embryonalentwicklung von *S. sal.* nicht zu, sondern verringert sich eher gegen Ende der Embryonalperiode. Dagegen nimmt das Frischgewicht fortwährend zu. Diese Tatsache lässt den sehr wichtigen Schluss zu, dass das Wachstum der Embryonen ausschliesslich auf der Resorption des schon im Ei enthaltenen Dotters und der Wasseraufnahme aus der Umgebung beruht. Nach BIALASZEWICZ (1908) ist das Wachstum der Froschembryonen *(Rana fusca)* während der Entwicklung innerhalb der Dottermembran ebenfalls allein auf blosse Wasseraufnahme aus der Umgebung zurückzuführen. Der mütterliche Anteil an der Entwicklung von *S. sal.* im Uterus besteht also in der Lieferung von Wasser und Sauerstoff. Die Viviparität bei *S. sal.* zeigt infolgedessen keine tiefgreifenden Aenderungen des Typus der Ontogenese gegenüber den oviparen Formen!

TABELLE 2.

Frischgewichte und Trockengewichte verschiedener Embryonalstadien von Salamandra salamandra *L.*

Datum	Länge der Embryonen	Anzahl	Frischg. total	Frischg. einzel	Trockeng. total	Trockeng. einzel
16. VII.1934	6 mm.	15	1,62 g.	0,11 g.	0,408 g.	0,027 g.
11. VII.1934	9-10 mm.	14	1,16 g.	0,08 g.	0,390 g.	0,027 g.
14. VII.1934	11 mm.	11	1,23 g.	0,11 g.	0,286 g.	0,026 g.
13. VII.1934	12 mm.	30	2,40 g.	0,08 g.	0,742 g.	0,025 g.
13. VII.1934	12 mm.	12	1,47 g.	0,12 g.	0,435 g.	0.036 g.
22.VIII.1934	2,5 cm.	1		0,16 g.		0,016 g.
22.VIII.1934	2,8 cm.	1		0,14 g.		0,016 g.
22.VIII.1934	3,1 cm.	1		0,18 g.		0,017 g.
27.VIII.1934	3,1 cm.	1		0,21 g.		0,024 g.

D. Zustand und Verhalten der Larven im Uterus während des Winters bis zur Geburt (Winterphase: Definition der Embryonal- und Larvenperiode).

BERWEGER (1926) zog als erste bei der Entwicklung von *S. sal.* eine Grenze zwischen Embryo und Larve. Als "Embryonen" bezeichnet sie alle Entwicklungsstadien, die mit ihrer Ventralseite dem Dotter aufliegen. "Larven" haben dagegen den Nahrungsdotter resorbiert und können noch von der Eihaut umgeben sein oder sich ihrer bereits entledigt haben. Mit THEIS (1932) finde ich diese Abgrenzung zu unbestimmt, da die Resorption der Dottermasse ganz allmählich vor sich geht, und Larven, die im Frühling zur Ablage kommen, noch Dotter enthalten können. THEIS benützt bei seiner Abgrenzung den Bau der Kiemen. Er bezeichnet als "Embryonen" Tiere solcher intrauteriner Stadien, bei denen bei noch vorhandenem oder schon resorbiertem "Dottersack" die Kiemen noch lang oder fadenförmig sind. "Larven" haben den "Dottersack" vollständig rückgebildet, und die Kiemen haben die

bekannte "plumpe" Gestalt angenommen. Da sich die fadenförmigen Kiemen nur langsam reduzieren und nur allmählich in die "plumpen" Kiemen übergehen, lässt diese Abgrenzung ebenfalls an Schärfe zu wünschen übrig. Kuhn (1933) bezeichnet überhaupt alle Stadien von 1 cm und mehr als "Larven". Innerhalb dieser "Larven" unterscheidet er 3 verschiedene Stadien. Stadium I umfasst die 1—2,5 cm langen jüngsten "Larven", bei denen der Bauch durch den noch nicht verbrauchten Nahrungsdotter bruchsackartig vorgewölbt ist. Alle "Larven" von 2,5—3 cm Länge, bei denen die dünnen, fadenförmigen Kiemen ihre grösste Ausbildung zeigen, bezeichnet er als Stadium II. Im Herbst werden die Kiemen mehr fiederartig, die Larven besitzen eine Gesamtlänge von 3,2—3,5 cm und "verbleiben in diesem Zustande bis zum Frühjahr". Weil diese Tiere an den Aufenthalt innerhalb einer dünnen, gallertigen Eihülle im Uterus angepasst sind und bereits vorbereitet sind für das Leben im freien Wasser nach der Geburt, bezeichnet Kuhn diese Larven als das geburtsbereite Stadium oder Stadium III. Die Larven von Theis und Berweger sind annähernd identisch mit Stadium III von Kuhn. Dieses Stadium wird während des Herbstes erreicht.

Abweichende Versuchsergebnisse mit Larven von Stadium III (Kuhn) führten uns zum Schluss, dass es nicht gleichgültig ist, ob man mit Larven experimentiert, die während des Winters dem Uterus entnommen oder mit solchen, die im Frühling geboren werden. Der Dottergehalt des Darmes scheint eine bedeutende Rolle zu spielen. Die Bestimmung des Dottergehaltes der Larven von Stadium III erwies sich als für das Verständnis der verschiedenen Versuchsergebnisse und der Charakterisierung der Winterperiode von grosser Bedeutung. Die Überlegung, dass der im Darm der Larven von Stadium III noch vorhandene Dotter Längenwachstum der Larven bewirken könne, erwies sich als richtig. Kaufman (1913) fiel bereits auf, dass Larven, die sie im Herbst dem Uterus entnahm und hungern liess, an Gewicht zunahmen. Ohne genaue Messungen auszuführen, vermutet sie, dass die Larven vom Herbst bis zur Geburt ca. 2 mm an Länge zunehmen. Laura Kaufman führt als Grund dieses langsamen Wachstums die Periode des Winterschlafes des Salamanders an, die auch auf die Larven übergreife und den grössten Teil der physiologischen Prozesse hemme.

Tabelle 3.

Längenbestimmungen an uterinen Larven von Salamandra salamandra *L., die in Wasser von ca. 20° C hungerten.*

Datum der künstlichen Geburt	*Salamandra sal.* L. ♀♀	Larvenlänge am Tage der künstl. Geburt	Zunahme der Larvenlänge	Anzahl Tage bis zur Maximallänge	Abnahme der Maximallänge	Anzahl Tage nach Maximallänge	Mittlere Wasser-Temperatur
22. X.1936	E 120	34,9 mm 34,6 »	+3,5 mm +2,8 »	28 21	—0,2 mm —1,4 »	10 92	20° C 20° C
9. XII.1936	E 126	31,5 » 31,7 »	+3,0 » +2,6 »	9 9	—0,7 » —0,9 »	33 33	21° C 21° C
23. II.1937	E 131	33,2 » 33,8 »	+2,7 » +2,3 »	8 8	—0,9 » —0,2 »	47 20	20° C 20° C
16. III.1937	E 136	31,6 » 31,2 »	+2,5 » +1,8 »	9 9	—0,1 » —0.1 »	15 15	20° C 20° C
30. III.1936	E 53	33,6 » 32,0 »	+1,4 » +1,3 »	7 7	0,0 » —0,2 »	24 24	15° C 15° C
18. V.1936	E 65	33,3 » 31,4 »	+0,1 » +0,2 »	1 2	—0,2 » —0,9 »	7 38	20° C 20° C
15. VII.1936	E 87	31,0 » 29,4 »	(+0,1 ») (+0,1 »)	(5) (12)	—1,0 » —0,7 »	60 59	21° C 21° C
12.VIII.1936	E 116	30,8 » 28,8 »	(+0,4 ») —	(5) —	—0,5 » —0,5 »	38 43	20° C 20° C
12.VIII.1936	E 117	27,2 » 26,8 »	— —	— —	—0,5 » —0,4 »	55 43	20° C 20° C

Während des Winters, Frühjahrs und Sommers wurden in gewissen Zeitabständen die Larven den Uteri von Salamanderweibchen entnommen und einzeln in Einmachgläsern mit Wasser von 20° C gebracht. Am Tage der künstlichen Geburt bestimmte ich mit der Schublehre ihre Länge und liess sie die folgende Zeit hungern, dabei aber alle 2—3 Tage die Länge von neuem messend. Je nach der Zeit der künstlichen Geburt verhielten sich die Larven in Bezug auf ihre Länge verschieden. Tabelle 3 gibt eine Zusam-

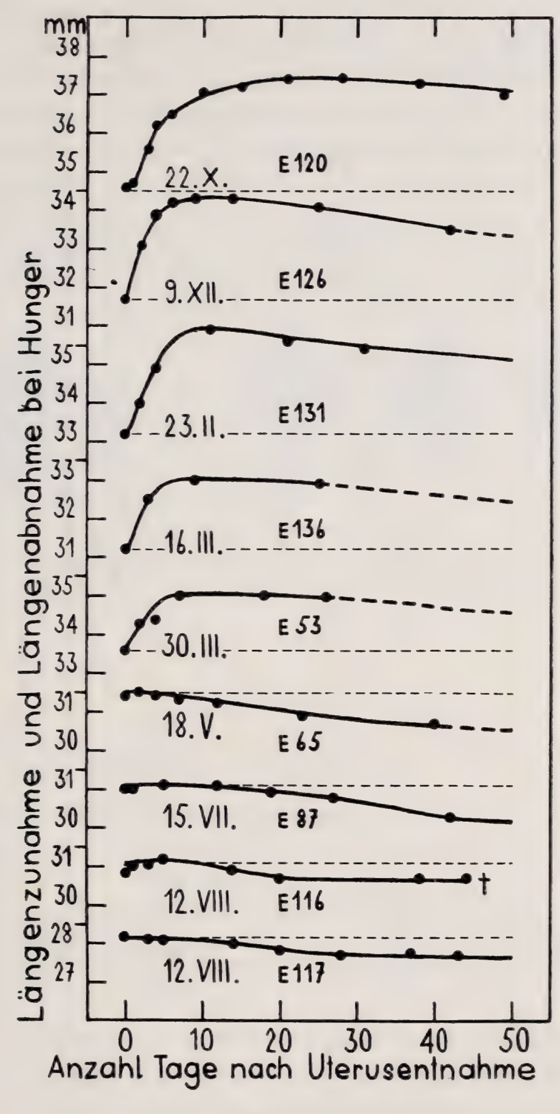


Abb. 8.

Graphische Darstellung der Längenzunahmen und Längenabnahmen uteriner Larven von *S. sal.*, die in Wasser von ca. 20° C hungerten (siehe Tab. 3).

menstellung der Längenzu- bzw. -abnahmen. Die Larvenlänge schwankt bei den verschiedenen Weibchen sehr stark. Die aus der Tabelle ersichtliche Abnahme der Larvenlänge bei Entnahme aus

dem Uterus vom Herbst bis zum Sommer ist eine zufällige; die Larvenlängen liegen innerhalb der Variationsbreite.

Larven, die während der Wintermonate, anfangs November bis Ende Februar, aus dem Uterus trächtiger Weibchen herausoperiert wurden, nahmen im Wasser sofort an Länge zu, erreichten nach 8—9 Tagen das Maximum, um dann bis zum Hungertode ganz allmählich an Länge abzunehmen. Die Anfangslänge wird aber in keinem Falle erreicht. Larven, die ich im März, April, Mai excidierte, wiesen eine geringere Längenzunahme auf, und Larven vom Juni—Juli—August nahmen im Wasser sofort an Länge ab. Die Darstellung der gewonnenen Zahlen in Kurvenform (Abb. 8) veranschaulicht besonders deutlich die anfänglich starke Längenzunahme der "Winterlarven" und die allmähliche Längenabnahme, nachdem die Larven das Längenmaximum erreicht haben. Gegen den Frühling und Sommer verschieben sich die Kurvenbilder immer mehr nach links. Im Extremfalle schliesslich, der hier nicht untersucht wurde, wird die gesamte Kurve im Uterus durchlaufen; die Larven sterben im Uterus oder werden aufs "Trockene" abgelegt.

Tabelle 4.

Gewichtsbestimmungen an Winterlarven von Salamandra salamandra L., *die im Wasser hungerten.*

Datum der künstlichen Geburt	*Salamandra sal.* L. ♀♀	Larvengewicht am Tage der künstl. Geburt	Gewichtszunahme	Anzahl Tage bis zum Maximalgew.	Abnahme des Maximalgew.	Anzahl Tage nach Maximalgew.	Mittlere Wassertemperatur
24. X.1936	E 123	0,22 g.	+0,05 g.	9	—0,02 g.	17	20° C
24. X.1936	E 123	0,23 g.	+0,02 g.	9	—0,01 g.	17	20° C
9.XII.1936	E 126	0,21 g.	+0,02 g.	8	—0,03 g.	34	21° C
9.XII.1936	E 126	0,20 g.	+0,02 g.	6	—0,02 g.	36	21° C
23. II.1937	E 131	0,22 g.	+0,03 g.	6	—0,06 g.	47	20° C
23. II.1937	E 131	0,24 g.	+0,01 g.	6	—0,04 g.	35	20° C

Parallel zu der Längenzunahme der Larven im Winter konnte ich eine Gewichtszunahme der Larven einwandfrei feststellen. Tabelle 4 gibt die Zusammenstellung der Gewichtszunahmen und der nachherigen Gewichtsabnahmen wieder.

Die Längenmessungen sowie die Gewichtsmessungen sagen Folgendes aus:

1. Die leicht bestimmbare Längenzunahme von 2—3 mm während des Winters ist bei den Larven verschiedener Weibchen

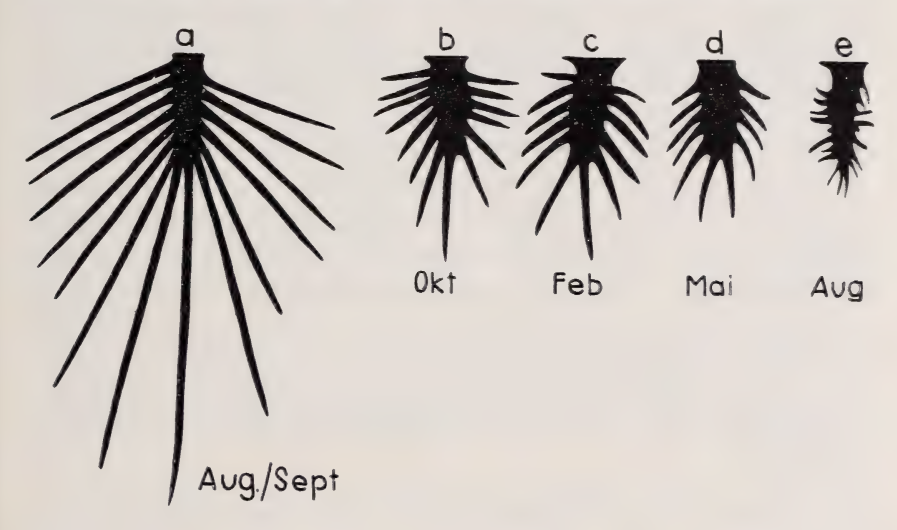


Abb. 9.
Kiemenzustände charakteristischer uteriner Stadien von *Salamandra salamandra* L.

a) Kiemenlänge: 7—8 mm (eigentliches Kiemenfadenstadium mit maximal langen Kiemenästchen); *b*) u. *c*) Kiemen von Winterlarven (man bemerke die geringen Unterschiede!); *d*) Kiemen von späten Frühlingslarven; *e*) Kiemen von Sommerlarven.

annähernd gleich; sie differiert aber innerhalb dieser Spanne bei der Nachkommenschaft eines Weibchens sehr stark. Diese Längenzunahme ist ein direktes Mass für den noch in der Darmwand vorhandenen Dotter. Die Zahlen geben die in der Larve steckenden "Wachstumspotenzen" des Dotters an. Die Menge des Dotters bleibt also von Ende Oktober bis Ende Februar, abgesehen von einer geringen notwendigen Verminderung, gleich und wird repräsentiert durch die Wachstumspotenz des Dotters von 3—2 mm. Alle Larven mit diesen Wachstumspotenzen besitzen fiederartige

Kiemen, und die längsten Kiemenästchen erreichen ungefähr die Länge des Kiemenstammes (Abb. 9, *b*) u. *c*). Der gelb-orangefarbige Darm schimmert deutlich durch die Bauchwand hindurch (Abb. 7). Diese Larven bezeichne ich als W i n t e r l a r v e n , alle Stadien mit grösseren Wachstumspotenzen als E m b r y o n e n , obschon die Kiemen der späten Embryonalstadien öfters ebenfalls fiederartig sind.

2. Mit Beginn des Frühlings nehmen die Larven immer weniger an Länge zu, bis sie Ende Mai ihre Anfangslänge überhaupt nicht mehr überschreiten. Mit anderen Worten, der Dottergehalt der Darmwand nimmt sukzessive ab, bis er schliesslich Ende Mai den Wert Null erreicht; die Wachstumspotenzen des Dotters konvergieren gegen Null. Alle Larven mit Wachstumspotenzen von 2—0 mm bezeichne ich als F r ü h l i n g s l a r v e n . Die Kiemen sind in dieser Periode immer noch fiederartig; doch ist eine leichte Abnahme der Länge der Kiemenästchen festzustellen (Abb. 9*d*). Die gelbe Farbe des Bauches wird immer schwächer, bis schliesslich der Bauch grau bis dunkelgrün erscheint. In diesen Zeitabschnitt des Dotterverbrauches fällt die Geburt der Larven. Kontrollversuche mit frisch abgelegten Larven aus den Bächen um Reigoldswil bestätigten diese auf experimentellem Wege erhaltenen Resultate vollauf.

3. Werden die Weibchen im Frühling durch Wasserentzug verhindert, ihre Larven abzulegen, so kann der Zustand der Larven im Uterus während des Sommers beobachtet werden. Von Ende Mai an sind solche Larven ohne Dotterenergien. Der infolge erhöhter Aussentemperatur gesteigerte Stoffumsatz verlangt neue Energiequellen. Larven, die ich Mitte August den Uteri entnahm, zeigten deshalb folgende extreme Zustände:

a) Die Larven sind mager. Zwei bis drei Stunden nach der Uterusentnahme liegen sie meistens noch immer passiv im Wasser und zeigen infolge der früheren aufgerollten Lage im Uterus Biegungen an Schwanz und Rumpf; die Flossensäume sind zerknittert, zeigen aber keine metamorphoseähnlichen Resorptionserscheinungen. Die Kiemenästchen dagegen sind sehr kurz, ihre Länge entspricht etwa dem dritten oder vierten Teile der Kiemenstammlänge (Abb. 9*e*). Diese Resorption der Kiemenästchen hat aber nichts zu tun mit der Kiemenresorption während der

Metamorphose. Sie stellt im vorliegenden Falle eine reine Hungerwirkung dar. Einige Larven sind auch nach mehreren Stunden Wasseraufenthalt nicht mehr im Stande, Nahrung aufzunehmen. Die Sektion von Larven und deren histologische Untersuchung liessen eine starke Atrophie der verschiedensten Gewebe klar erkennen. Die Leber ist klein, die Darmwand dünn, der Darmkanal mit grüner Flüssigkeit gefüllt, in welcher gelbliche Brocken schwimmen, und die Gallenblase erscheint von aussen als deutlich gefüllte Blase, u.s.w.

b) Die Larven haben normales Aussehen, sind teilweise sogar dick und lassen bei oberflächlicher Betrachtung nicht auf Hunger schliessen. An den sehr kurzen Kiemenästchen und am passiven Verhalten sind allerdings diese Larven sofort als Hungerformen zu erkennen. Von der Ventralseite betrachtet hebt sich der dünne grünliche Darmtractus von der klaren Flüssigkeit, die sich zwischen Darm und Bauchwand befindet, deutlich ab. Diese Larven haben Wasser aufgenommen und zeigen infolgedessen ein deutliches Oedem.

Der Hungerzustand aller Larven und die Wasseraufnahme der Larven *b*) sind ein weiterer Beweis dafür, dass die Larven vom Uterus nur Wasser und Sauerstoff, aber keine Nahrung geliefert bekommen.

Ich bezeichne Larven, welche von Anfang Juni an noch im Uterus angetroffen werden oder nach dieser Zeit geboren werden, als S o m m e r l a r v e n .

Es stellt sich nun die Frage, ob der in der Darmwand vorhandene Dotter im Uterus ebenfalls Längenwachstum bewirkt, oder ob bloss das Wasser diese Aktivierung hervorruft. Winterlarven erreichten nach ca. 9-tägigem Aufenthalt in Wasser von 20° C ihr Längenmaximum. Die Sektion solcher Larven ergab aber, dass der Dotter erst ungefähr drei Wochen später vollständig resorbiert ist. Nur ein Teil des vorhandenen Dotters bewirkt Längenzunahme, der andere Teil wird für den zur Erhaltung des Lebens der Larven notwendigen Energieumsatz verbraucht. Der Wasseraufenthalt hat weiterhin zur Folge, dass Dotter von der Darmwand ins Darmlumen abgegeben wird und als Kot ins Wasser gelangt. Den Larven gehen also auf diese Weise Dotterenergien verloren. Interessant ist die Beobachtung, dass die Dotterresorption bei sofortiger Tubifexfütterung mit der gleichen Geschwindigkeit

abläuft, wie wenn die Larven hungern. Die Geschwindigkeit der Dotterresorption wird durch die eigentliche Darmtätigkeit nicht stimuliert. Ich beobachtete zwei frühe Winterlarven, die wenige Tage vor ihrer Verwandlung standen und in der Darmwand immer noch Dotterelemente besassen. Winterlarven, die bei tiefen Temperaturen hungern, erreichen ihr Längenmaximum erst viel später. Die Längenzunahme ist geringer als in Wasser von 20° C. Um den Einfluss der Temperaturerhöhung auf die Larven im Uterus zu untersuchen, wurden zwei Weibchen im November in Temperaturen von 20° C gebracht. Nach einem Monat untersuchte ich die Larven auf ihre Wachstumspotenzen. Die Larven nahmen in Wasser von 20° C um 0,5—1 mm an Länge zu. Trotz gleicher Temperatur geht also die Resorption des Dotters bei den uterinen Larven bedeutend langsamer vor sich. Welche Faktoren hemmend auf die Dotterresorption im Uterus wirken, wurde nicht untersucht. Vielleicht sind die Larven im Uterus nicht im Stande, das für die Dotterresorption notwendige Wasser mit der erforderlichen Geschwindigkeit aufzunehmen, weil zu wenig Wasser vorhanden ist. Ebenso kann die Sauerstoffzufuhr gehemmt sein. Die Versuche lassen den Schluss zu, dass bei den Larven im Uterus nur ein Teil des Dotters ein weiteres Längenwachstum ermöglicht und dass die Längenzunahme der Larven im Uterus unter der Längenzunahme in Wasser von 20° C liegt. Die extrauterinen Lebensbedingungen ermöglichen demnach eine beschleunigte Wasseraufnahme.

Die Kurve in Abbildung 10 kombinierte ich aus den in den Larven vorhandenen Wachstumspotenzen und aus der Längenabnahme bis zum Eintritt des Hungertodes. Auf der x-Achse sind die Monate aufgetragen. Von einer beliebig gewählten, der x-Achse parallelen Geraden trug ich nach unten die Wachstumspotenzen der Larven in den verschiedenen Monaten auf (siehe Tab. 3) und erhielt so den Kurvenverlauf bis zur Wachstumspotenz Null. Den weiteren Kurvenverlauf erhielt ich aus der Tatsache, dass Larven bei Hunger, nachdem sie ihr Längenmaximum erreicht haben, bis zum Eintritt des Hungertodes durchschnittlich 1,5 mm an Länge abnehmen. Die gestrichelte, der x-Achse parallele Gerade gibt also den Hungertod an. Bei den Sommerlarven bestimmte ich die Längenabnahme bis zum Eintritt des Todes und trug diese Werte von dieser Geraden nach oben ab. Die so gewonnene Kurve gibt ein klares, übersichtliches Bild über den Zustand der Larven im Uterus während des

Herbstes, Winters, Frühlings und Sommers: Bis Mitte Oktober nimmt die Länge der Embryonen fortwährend zu. Die zarten, langen Kiemenästchen (Abb. 9*a*) verkürzen sich bereits einige Zeit vorher, so dass, wahrscheinlich durch die geringere Sauerstoffaufnahme und die immer tiefer werdenden Aussentemperaturen, die Längenzunahme der Embryonen immer geringer wird, bis schliesslich mit Eintritt des Winters die Winterlarven nicht mehr

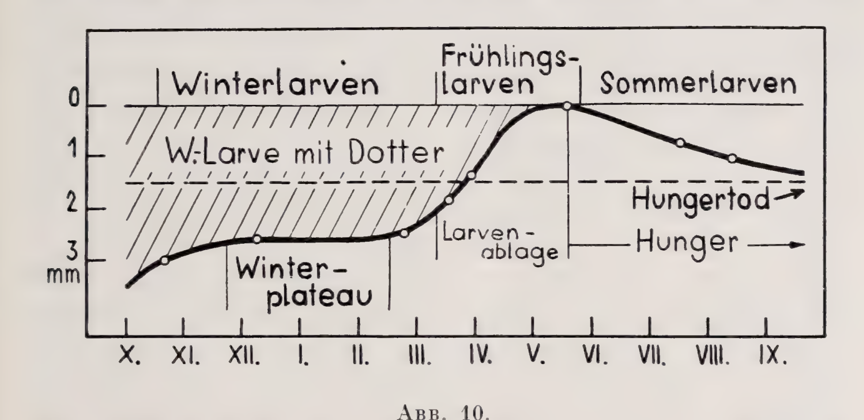


Abb. 10.

Schematische Darstellung des Verhaltens der Larven im Uterus während des Winters, Frühlings und Sommers.

merklich an Länge zunehmen. Wir können also von einem eigentlichen W i n t e r p l a t e a u in der Entwicklung von *S. sal.* sprechen. Mit Beginn des Frühlings, also mit dem Ansteigen der Aussentemperatur, beginnen die Larven mit Hilfe ihres noch in der Darmwand vorhandenen Dotters etwas an Länge zuzunehmen, erreichen Ende Mai, wenn sie nicht vorher ins Wasser abgelegt werden, den Kulminationspunkt, um dann während des Sommers durch eigentliches Hungern bis zum Eintritt des Todes an Länge abzunehmen.

E. Auseinandersetzung mit Kammerer's "Anpassungsexperimenten", in denen er S. sal. in Salamandra atra L. überführte.

Beim trächtigen Feuersalamander schwankt die Anzahl der Jungen sehr stark. Angaben, dass Feuersalamander über 70 Larven enthielten, sind in der Literatur nicht selten (Pfitzner 1880, Fahrenholz 1928 u.a.).

Oefters findet man zwischen wohlentwickelten Larven unentwickelte Eier oder Missgeburten. Diese Degenerate gaben verschiedentlich Anlass zur Untersuchung der Gründe ihrer Entstehung (KAUFMAN 1913a.u.b. u.a).

Für KAMMERER (1904) kamen diese Degenerate und unentwickelten Eier bei der Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse von *S. sal.* und *Salamandra atra* sehr gelegen. Er fand auch eine Zunahme der Degenerate mit zunehmender Höhenlage des Fund ortes. Daraus schloss er, dass der Feuersalamander in höheren Regionen allmählich in *Salamandra atra* übergeht, also umgewandelte junge Feuersalamander zur Welt bringt. Wassermangel in diesen Regionen verunmögliche eben die Ablage der Larven. Es gelang dann auch KAMMERER, experimentell durch Entziehung des Wassers dem Feuersalamander den Entwicklungsgang von *Salamandra atra* aufzuzwingen! Bei jeder neuen Trächtigkeitsperiode zeigten sich immer weitere Fortschritte (S. 227): "Die lebensfähigen Larven kommen immer grösser und näher der Metamorphose, aber auch immer in geringerer Zahl zur Welt, während der Rest des Wurfes zurückgeblieben und fast durchwegs verkrüppelt ist". Nach zwei bis drei Jahren legten einige dieser Weibchen bereits junge Feuersalamander ab, und die Anpassung war vollendet. KAMMERER gibt Abbildungen von Übergangsstadien, die sehr schlecht sind und in einigen Fällen, z. B. Abb. 6, Taf. XIII, keine Zwischenform, sondern eine typische Hungerlarve darstellen. Die Kiemenästchen sind allerdings kurz; doch ist dies kein Kriterium für den Umwandlungsbeginn, weil Hungèrlarven ebenfalls ihre Kiemen reduzieren (Abb. 9*e*). GROCHMALICKI (1909) und KAUFMAN (1913) halten es für möglich, dass der Feuersalamander aus höheren Fundorten einen Übergang zu den Verhältnissen von *Salamandra atra* bildet, ohne dass sie indessen Beweise dafür geben. KAMMERER nimmt als selbstverständlich an, dass die kräftigeren Larven sich von den unentwickelten Eiern ernähren. Diese Verhaltensänderung gegenüber den normalen Larven ist aber tiefgreifend. Die Salamanderweibchen gehen überhaupt nur zur Ablage ihrer Larven ins Wasser. Die stärkeren Larven müssten aber bereits während des Herbstes oder Winters die unentwickelten Eier auffressen, also zu einer Zeit, wo das Salamanderweibchen noch "keine Ahnung" hat, dass ihm im Frühjahr kein Wasser zur Ablage seiner Larven gegeben wird. Was aber mit den Larven geschieht, wenn sie nicht

abgelegt werden, wurde von mir eingehend untersucht (S. 430). HECHT (1933), einer der besten Kenner der Salamander, konnte beim Feuersalamander nach den borealen Grenzen hin keine Veränderungen oder Veränderungstendenzen in Morphologie, Physiologie, Oekologie und Biologie beobachten.

Immer wieder werden die Experimente KAMMERER's als Tatsachen zitiert (WUNDER 1932); es ist deshalb unbedingt notwendig, dass diese Versuche KAMMERER's nachgeprüft werden. Bei allen von mir untersuchten Weibchen konnte ich nie eine Beziehung zwischen Larven und unentwickelten Eiern oder Missgeburten feststellen. Nach persönlicher Mitteilung von Prof. Dr. A. PORTMANN wurde anlässlich der Trockengewichtsbestimmungen ein Salamanderweibchen geöffnet, welches im Uterus kloakal gelegen eine Hungerlarve vom vorigen Jahre und im Ovidukt neue Eier enthielt. Auch GRÖNROOS (1895) berichtet von zwei Salamanderweibchen, welche ausser einer Anzahl etwa 1 cm langer, noch ganz unpigmentierter Embryonen in dem einen Eileiter noch zwei reife Larven "wahrscheinlich vom vorigen Jahre her" enthielten. Aehnliche Beobachtungen führten wahrscheinlich KAMMERER zu seinen Trugschlüssen. Mit Laura KAUFMAN (1913) bin ich der Ansicht, dass degenerierende Embryonen oder unentwickelte Eier keinen Anteil an der Ernährung der normalen Larven von *S. sal.* haben.

In neuerer Zeit sind aber "vollmolchgebärende" Feuersalamander aus drei verschiedenen Gegenden der Pyrenäen-Halbinsel bekannt geworden (Pyrenäen, N. W. Spanien und Portugal). In der Nähe von Oviedo, 228 m ü. M., wurden sie am häufigsten gefunden (GEYER 1928 und WOLTERSTORFF 1928 *a* und *b*). Somit scheint das "Vollmolchgebären" nicht nur in der alpinen Region vorzukommen. LANTZ (1928) (zitiert von WOLTERSTORFF 1928 *a*) berichtet über die Geburt zweier vollentwickelter Jungtiere eines Feuersalamanders vom Mont de Bedat, 600—700 m ü. M., bei Bagnères de Bigorre. Pyrenäen. Ein anderes Weibchen brachte "einige Monate später neben 24 Larven vier verwandelte Jungtiere, 21—32 mm lang, zur Welt". Ich bezweifle, dass solche Zwergsalamander bei *Salamandra salamandra* L. überhaupt möglich sind. Untersuchungen an "vollmolchgebärenden Feuersalamandern" wurden bis jetzt noch nicht angestellt, und deshalb müssen alle diese Beobachtungen mit Vorsicht beurteilt und weitergegeben werden.

F. Larven- und Umwandlungsperiode.

a) *LITERATURÜBERSICHT.*

Bereits auf Seite 406 habe ich auf den Mangel einer eingehenden Beschreibung der Entwicklung der Larve zum jungen Feuersalamander und die infolgedessen unklare Bezeichnungsweise in der Literatur hingewiesen. Anfänglich ging ich rein beschreibend an meine Aufgabe. Ich zog Salamanderlarven einzeln in Einmachgläsern bei einer mittleren Temperatur von 20° C mit Tubifex auf und beschrieb vorerst alle 8 Tage so genau als möglich den Zustand der Larven. Detailzeichnungen erleichterten die Fassung und den Vergleich der larvalen Merkmale. Vom Momente an, wo ich äussere Veränderungen, die die Umwandlung der Larven anzeigten, feststellen konnte, begann ich den Zustand der Larven alle vier, dann während der grossen Resorptionsprozesse alle Tage beschreibend und mit Hilfe von Zeichnungen festzuhalten. Nachdem ich etwa 50 Larven auf diese Weise protokolliert hatte, versuchte ich durch Vergleiche, Gleichförmigkeiten und gemeinsame Merkmale zeitlich zu fassen, um Metamorphosestadien aufstellen zu können.

Die Metamorphose der Amphibien ist durch viele Veränderungen an der Larve, die zu verschiedenen Zeiten einsetzen und nach verschieden langen Zeitintervallen beendet sind, charakterisiert. Fast sämtliche Organe des Tieres erleiden Veränderungen in mehr oder minder tiefgreifender Weise: Skelett, Schädel, Muskulatur, Haut, Sinnesorgane, Nervensystem, Gefässystem, Darm, etc. Die hauptsächlichsten morphologischen Merkmale und Verhaltensänderungen der Larven des Feuersalamanders während der vor sich gehenden Umwandlung sind: Auftreten der für den Feuersalamander typischen Zeichnung; Hervortreten der während der Larvenperiode flach im Kopf liegenden Augen (Exophthalmos); Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes; Reduktion der Kiemen; Verschwinden der Lippensäume; Verschluss der Kiemenspalten; Zuspitzung der larvalen, breiten Schnauze; nach hinten Wachsen der Gular-Operkelfalte und deren Verwachsen mit dem Rumpf; Häutung der Larve; Sichtbarwerden der Median-, Parotiden- und Augendrüsenpori; Verweigerung der Nahrungsan-

nahme während der Umwandlung; Einsetzen der Lungenatmung; das "An Land Gehen" der Larven.

Alle diese Merkmale in ihrer Gesamtheit geben ein klares Bild der einzelnen Phasen der Metamorphose. Im Folgenden gebe ich die von verschiedenen Autoren benützten Umwandlungsmerkmale für *S. sal.* wieder:

Kornfeld (1914) vermisste bei seinen Untersuchungen über die Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Zustande des Gesamtorganismus der *S. sal.* als erster alle genaueren Daten über die zeitlichen Verhältnisse der einzelnen metamorphotischen Erscheinungen und über die Grenzen ihres Schwankens unter natürlichen Umständen. Er versuchte deshalb, soweit es ihm die Zeit gestattete, diese Lücken durch eigene Untersuchungen zu füllen. Als feste Marke innerhalb der Umwandlung benützt Kornfeld das "An Land Gehen" der Larve und bezieht die Dauer der einzelnen Resorptionsprozesse auf diesen leicht feststellbaren Schritt. Die Rückbildung des Flossensaumes und der Kiemen sowie das "An Land Gehen" fallen zeitlich mit der vollständigen Häutung der Larven zusammen. Die Häutung erfolgt fast immer am letzten Tage vor dem Verlassen des Wassers. Ein Kriterium des ersten Beginnes der Umwandlung gibt Kornfeld nicht. Nach Chauvin (1885) bildet das Sichtbarwerden der erwachsenen Salamanderzeichnung unter der Haut der Larve ein untrügliches Merkmal der beginnenden Metamorphose.

Uhlenhuth (1913) hielt im Laufe von zwei Jahren etwa 500 Salamanderlarven unter Einzelkontrolle. Er berichtet ebenfalls vom Ablauf der Resorptionsprozesse. Bereits längere Zeit bevor die Larve das Wasser unbedingt verlassen muss, kann man den Eintritt dieses Ereignisses an Veränderungen am Schwanz und am plötzlichen, scharfen Hervortreten der Schwarz-Gelbzeichnung voraussehen. Die Tiere schweben während dieser Zeit, wenn der Wasserstand in den Gefässen hoch ist, fast ständig unmittelbar unter der Wasseroberfläche. Uhlenhuth gibt allerdings keine Zeittabelle, er schreibt vielmehr: "Trotz meiner grossen Erfahrung habe ich mich leider nicht einmal, sondern sehr häufig bezüglich der oben genannten Momente getäuscht. Tiere, denen man kaum anmerkte, dass sich ihre Metamorphose ihrem Ende nähere, waren plötzlich verwandelt; bei andern, die ich schon lange für reif hielt, umgesetzt zu werden (vom Wasser ans Land), erwies sich die Änderung des Milieus als verfrüht." Wegen dieser Unbestimmtheit des gesamten zeitlichen Ablaufes der Metamorphose bezeichnet er die "Vorbereitung" für das "An Land Gehen" zusammen mit der vorausgehenden Periode als die "larvale" Periode. In der Periode vom Beginn des "An Land Gehens" bis zum Abschluss der Metamorphose ist die Larve "in Metamorphose". Die Häutung während der Umwandlung wird von Uhlenhuth vermerkt; doch schenkt er ihr keine weitere Beachtung.

Dennert (1924) beobachtete ebenfalls vor dem "An Land Gehen" der Larven Veränderungen der Körperfarbe, Schwinden der Kiemen und des Rücken- und Schwanzflossensaumes. Er findet aber als besonderes Anzeichen der herannahenden Umwandlung den Beginn der Lungenatmung. Die Tiere sind genötigt, während dieser Periode oft an die Wasseroberfläche hinauf zu schwimmen. Dennert beobachtete ebenfalls die Häutung während der Metamorphose, und er hat recht, wenn er entgegen Pfitzner (1880), der die Larvenhäutung in die erste Hälfte des 5. Monats verlegt, sagt: "Eine zeitliche Bestimmung dieser Larvenhäutung ist kaum möglich, da die Dauer, welche die Entwicklung der Larven bis zur Vollendung der Metamorphose beansprucht, ganz ausserordentlichen Schwankungen unterworfen ist". Die Larvenhäutung fällt dagegen mit dem Verlassen des Wassers annähernd zusammen. Der Grad der Flossensaumreduktion unterliegt zu diesem Zeitpunkte recht beträchtlichen individuellen Schwankungen. Die Flossensaumreduktion ist aber beim Übergang der Tiere auf das Land niemals abgeschlossen.

Himmer (1924) betrachtet wie Marie v. Chauvin die beginnende Differenzierung des Farbkleides als das erste Anzeichen der Verwandlung. Weitere Kriterien gibt er nicht.

Berweger (1926) beobachtete ebenfalls das Auftreten der gelben Flecke an Kopf, Rücken und Schwanz 1—2 Wochen vor der Metamorphose. Nach Berweger hat eine Larve, wenn sie vom Wasser zum Landaufenthalt übergegangen ist und die Kiemen und Flossensäume zurückgebildet hat, die Metamorphose hinter sich. Über das zeitliche Verhalten dieser Rückbildungen berichtet sie nichts.

Marx (1929) hat hauptsächlich die Farbveränderung während der Umwandlung beobachtet. Sie gibt aber auch Angaben über sonstige Veränderungen vor und während der Metamorphose. Nach Marx bekommen die Tiere vor der Verwandlung ein plumpes Aussehen, Kopf und Leib werden breit, der Schwanz kurz und seine Flossen schmäler. Die Augen springen stark vor. Die Larven schnappen in der Übergangszeit nur noch träge nach dem Futter. Nachdem sich die Kiemenästchen einmal verkürzt haben, folgt bald darauf die Häutung. Marx glaubt, dass damit die Metamorphose in der Hauptsache vollendet sei.

Theis (1932) ist ebenfalls der Ansicht, dass nach erfolgter Larvenhäutung im allgemeinen auch die Metamorphose beendet sei. Für den Beginn der Umwandlung sagt er (S. 370): "Ein fester Zeitpunkt der beginnenden Umwandlung lässt sich nicht angeben". Theis bezieht sich bei der Untersuchung der Epidermis meist auf die Larvenhäutung oder auf beigefügte Photographien, die aber nur ungenau das Entwicklungsstadium angeben.

Die Schilddrüse der Urodelen war besonders in Amerika der Gegenstand umfassender Untersuchungen (Uhlenhuth, Grant, etc.). Da die Schilddrüse während der Metamorphose charakteri-

stische Veränderungen erfährt, wurde von mehreren Autoren bei amerikanischen Salamandern der Ablauf der Metamorphose zur Bestimmung der verwendeten Stadien untersucht. GRANT (1930*a*) macht aber auf die Dürftigkeit dieser Untersuchungen aufmerksam und unterzieht die Literatur über Urodelenmetamorphose einer Kritik. UHLENHUTH (1927) verwendet bei *Ambystoma punctatum* die 1. Häutung als Kriterium der Metamorphose, und alle seine Untersuchungen beziehen sich auf die 1. Häutung als Ausgangspunkt. GRANT fand aber, dass der Umwandlungsprozess bei *Ambystoma punctatum* in den meisten Fällen schon 8 oder 9 Tage vor der 1. Häutung beginnt, und sie fordert deshalb die Feststellung von Metamorphose-Merkmalen bereits vor der 1. Häutung. Sie unterzieht vier amerikanische Salamander einer eingehenden Untersuchung. Als Untersuchungsobjekte verwendet sie *Ambystoma punctatum* und *Triturus viridescens* (GRANT 1930*a*), *Ambystoma jeffersonianum* und *Ambystoma opacum* (GRANT 1931-1932*a*). Bei allen vier Arten wird die 1. Häutung als ein konstantes Merkmal der Umwandlung betrachtet, und GRANT bezieht alle Veränderungen der Larven vor der 1. Häutung auf diese 1. Häutung. GRANT unterscheidet ein "incipient metamorphic stage" und ein "metamorphic stage". Um später die Bedeutung der genauen Beschreibung des Ablaufes der Metamorphose bei *S. sal.* zu erkennen, will ich die von GRANT an den vier amerikanischen Salamanderarten gefundenen Kriterien kurz wiedergeben:

Obschon die Pigmentierung bei allen Larven mehr Abweichungen als alle anderen Änderungen während der Umwandlung zeigt, so kann doch bei einzelnen Arten *(Ambystoma punctatum, Triturus viridescens)* nur die Veränderung in der Pigmentierung die nahende Metamorphose anzeigen.

Ambystoma punctatum:

1. "incipient metamorphic stage" (geht 4—8 Tage der Metamorphose voraus).

   a) Auftreten von schwarzen Pigmentzonen.
   b) Anlagen von "acinous glands".
   c) Beginn der Schilddrüsenaktivität.

2. "metamorphic stage".

   a) Flossensaumreduktion (geht der 1. Häutung 1—3 Tage voraus).

b) Reife "acinous glands".
c) Verschwinden der Leydig'schen Zellen.
d) Häutung.
e) Erwachsene Pigmentierung.

Triturus viridescens:

Der Metamorphoseablauf ist identisch mit demjenigen von *Ambystoma punctatum.* Der Gesamtprozess verläuft aber langsamer. Die Pigmentänderung (incipient metamorphic period) geht der Metamorphose 1—8 Tage voraus und die Flossensaumreduktion (metamorphic stage) beginnt 2—6 Tage vor der 1. Häutung. Der Grossteil der Larven häutet sich allerdings 3 oder 4 Tage nach Beginn der Flossensaumreduktion.

Ambystoma jeffersonianum:

Pigmentänderungen erscheinen erst einige Tage nach der 1. Häutung. Die Larven sind charakterisiert durch die ungewöhnlich langen, schmalen Zehen. Das Stumpfwerden dieser langen Zehen ist meist das erste Merkmal der "incipient metamorphic period". Dieses Stumpfwerden kann aber auch gelegentlich später eintreten und mit der beginnenden Reduktion des dorsalen und ventralen Flossensaumes zusammenfallen. Die Abrundung der Zehen beginnt 1—3 Tage vor der 1. Häutung und der Beginn der Flossensaumreduktion 1 oder 2 Tage vor der 1. Häutung. Die erste Häutung leitet hier erst die eigentliche "metamorphic period" ein. Eine milchige Trübung der Flossen kann öfters der Atrophie vorausgehen. Als weitere histologische Kriterien gibt Grant die Reduktion der Leydig'schen Zellen in der unter der Gular-Operkelfalte liegenden Haut während der "incipient metamorphic period". Sind in dieser Hautpartie die Leydig'schen Zellen verschwunden, so hat die Larve gerade die Periode der 1. Häutung erreicht. Während der "incipient period" ändert sich ebenfalls das Blutbild. Die Leukocyten nehmen während dieser Periode stark zu.

Ambystoma opacum:

Als Kriterien der "incipient metamorphic period", die der 1. Häutung 1—2 Tage voraus gehen, findet Grant die Zuspitzung des Schnauzenumrisses und den Beginn der Atrophie des Flossensaumes. Ein allgemeines Dunklerwerden der Haut kann gelegentlich bei genauer Kontrolle ebenfalls als Kriterium verwendet werden. Die Leydig'schen Zellen verhalten sich wie bei *Ambystoma jeffersonianum.* Eine Vermehrung der Leukocyten konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Analyse dieser vier Umwandlungen zeigt deutlich das unterschiedliche Verhalten der einzelnen Merkmale bei den vier Salamanderarten:

1. Zeitliche Verschiebungen im Einsetzen gleicher Veränderungen bei den vier Arten.

2. Verschiedene Geschwindigkeiten im Ablaufe ein und derselben Veränderung bei den verschiedenen Arten.
3. Auftreten neuer Merkmale.

Grant begnügt sich mit der Aufstellung dieser Kriterien und deren zeitlichen Fassung; sie sieht ab von der Einbeziehung sämtlicher Veränderungen der Larve während der Umwandlung.

b) *FESTLEGUNG VON STADIEN WÄHREND DER UMWANDLUNG VON* S. sal.

Der Vergleich der Protokolle meiner während der Umwandlung beobachteten Larven ergab entgegen den Beobachtungen von Uhlenhuth (1913), Theis (1932) u. a. eine grosse Regelmässigkeit im Ablaufe der einzelnen Resorptions- und Aufbauprozesse. Die von Grant untersuchten vier amerikanischen Salamanderarten zeigen keine so grosse Regelmässigkeit. Zur Festlegung der Metamorphosestadien beschränke ich mich auf wirklich charakteristische, leicht fassbare Merkmale. Ich sehe davon ab, möglichst viele der Veränderungen, welche *S. sal.* während der Umwandlung erfährt, in die Beschreibung einzubeziehen. Die verschiedenen Abbau- und Aufbauprozesse sollen dann erst nach der Fixierung der Stadien zur möglichst vollständigen qualitativen, quantitativen und zeitlichen Erfassung der Metamorphose des Feuersalamanders in die Stadienbeschreibung einbezogen werden. Die Variationsbreite der für die Stadienbeschreibung benutzten Merkmale wird ebenfalls ausser Acht gelassen und erst bei dieser feineren Analyse der Umwandlung berücksichtigt. Die Stadien beziehen sich auf Larven, die bei einer Temperatur von ungefähr 20° C einzeln aufgezogen wurden und Längen von 55—70 mm erreichten. Die Pigmentierung zeigt bei allen Larven mehr Abweichungen als alle anderen Änderungen während der Umwandlung. Aus diesem Grunde wird die Beschreibung der Stadien ohne die Einbeziehung der Farbveränderung vorgenommen.

Wie bei den von Grant (1930*a*, 1931-32*a*) analysierten amerikanischen Salamandern, so erwies sich auch bei *Salamandra sal.* L. die 1. Häutung als ein sehr konstantes und leicht fassbares Kriterium innerhalb der Metamorphose. Ich bezeichne eine Larve am Tage der 1. Häutung mit Stadium O (Null). Die Larven haben

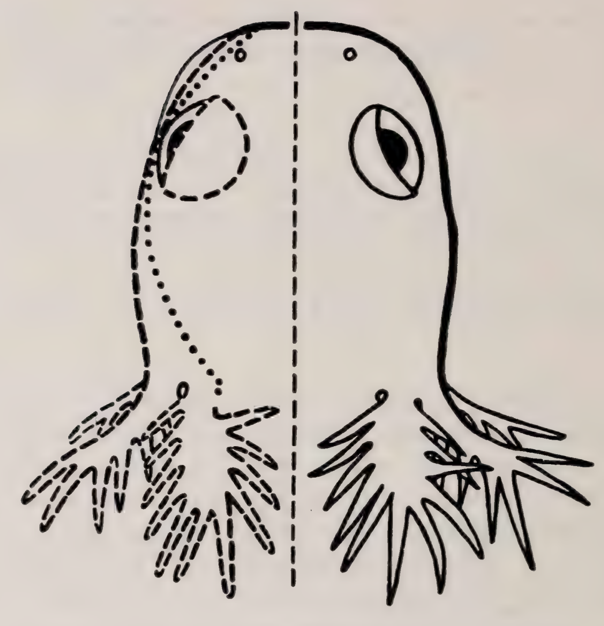


ABB. 11.

Die rechte Seite gibt den larvalen Kopfumriss mit den tief im Kopf liegenden Augen wieder. Die linke Seite stellt Etappen des Kopfumrisses während der Umwandlung dar. Man beachte, dass die Augen auf Stadium 0 bereits vollkommen erhöht sind !

——— larval; - - - - Stadium 0; ..... Stadium +10.



ABB. 12.

Markante Etappen der Flossensaumreduktion.

——— larval; - - - - Stadium —5; ...... Stadium 0 (1. Häutung).

am Tage der 1. Häutung einen Metamorphosegrad erreicht, der anhand der Abbildungen 11, 12 und 13 näher beschrieben werden soll, damit eine eventuelle disharmonische Umwandlung einer Larve sofort erkannt werden kann. Eine Larve auf Stadium O zeigt noch

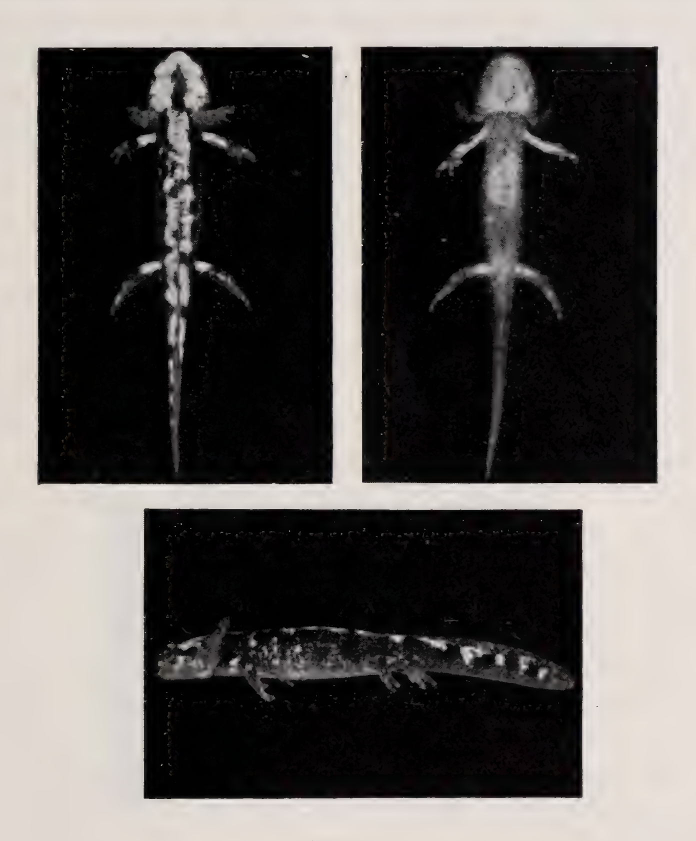


Abb. 13.
Salamandra salamandra L.
Stadium 0, M 37. Länge: 69 mm.

mehrere larvale Züge. Sie hält sich im Wasser auf und kann Tubifex fressen. Die Kiemen zeigen vorwiegend larvales Aussehen, und die Kiemenspalten sind noch offen. Vermischt mit diesen larvalen Merkmalen sind bereits deutliche metamorphotische Veränderungen sichtbar. Die Augen sind vollkommen erhöht, und die Schnauze ist bereits deutlich zugespitzt. Die für den umgewandelten Salamander typischen Median-, Parotiden- und Augenpori sind ziemlich gut

sichtbar. Abbildung 11 gibt auf der rechten Bildhälfte den halben Umriss des vollkommen larvalen Kopfes mit den flach im Kopf liegenden Augen, auf der linken Bildhälfte gestrichelt den halben Kopfumriss mit den vorstehenden Augen von Stadium O wieder.







Abb. 14.
Salamandra salamandra L.
Stadium —5, M 45. Länge: 67 mm.

Der Flossensaum hat auf Stadium O einen charakteristischen Resorptionsgrad erreicht. Der obere und untere Flossensaum sind beträchtlich schmäler geworden. Die Ansatzstelle des oberen Flossensaumes ist infolgedessen vom Rücken nach hinten bis auf Kloakenhöhe verschoben. Diese auf die Kloakenhöhe verschobene Ansatzstelle ist ein für Stadium O besonders typisches Hilfskriterium. Die Ansatzstelle des unteren Flossensaumes befindet sich

meist hinter der Schwanzmitte. Abbildungen 12 und 13 geben diese Etappen in der Flossensaumreduktion wieder. Der voll ausgezogene Umriss (Abb. 12) stellt den larvalen, der punktierte den Flossensaumumriss von Stadium O dar.

Am Tage nach der 1. Häutung bezeichne ich eine Larve mit Stadium + 1; 2 Tage nach der 1. Häutung hat die Larve Stadium + 2 erreicht u.s.w.. Tiere nach der 1. Häutung bezeichne ich also mit positiven Indices. Im Gegensatz dazu verwende ich negative Indices bei Larven, die sich noch nicht gehäutet haben. Eine Larve ist z.B. in Stadium — 6, wenn die 1. Häutung erst nach 6 Tagen erfolgt u.s.w. Die negativen Indices geben die Zahl der Tage vor dem 1. Häutungstage und die positiven Indices die Zahl der Tage nach dem 1. Häutungstage an.

Die Beschreibung von Stadium 0 zeigte, dass bereits vor diesem Zeitpunkte metamorphotische Veränderungen an der Larve vor sich gehen. Es fragt sich nun, ob unter diesen Merkmalen Kriterien zu finden sind, die zeitlich fassbar sind und erlauben, Stadien vor der 1. Häutung festzulegen. Die Flossensaumreduktion erwies sich als ein sicheres, objektiv bestimmbares Merkmal. Obschon der Beginn der Erhöhung der Augen mit dem Beginn der ersten Veränderungen am Flossensaume zeitlich zusammenfällt, so muss doch die allmähliche Erhöhung der Augen als Hilfskriterium weggelassen werden, da die Wertung der erreichten Augenerhöhung durch die ungenaue morphologische Bestimmbarkeit des jeweiligen Grades individuell stark abweichend beurteilt wird. Besonders der Beginn der Augenerhöhung ist schwierig zu erkennen, denn der Vorgang geht ganz allmählich vor sich und kann eigentlich erst 6—7 Tage vor der 1. Häutung von blossem Auge eindeutig gesehen werden. Pigmentänderungen während dieser Periode bewirken dazu noch mannigfache Täuschungsmöglichkeiten.

Stadium — 5 lässt sich durch den charakteristischen Verlauf des unteren Flossensaumrandes objektiv festlegen. Um den Zustand des unteren Flossensaumes in diesem Stadium verstehen zu können, muss ich den larvalen Bau kurz beschreiben. Der ventrale Flossensaum ist schmäler als der dorsale, erreicht seine grösste Breite auf der hinteren Hälfte des Schwanzes und verläuft bis zur Kloake. Kurz vor der Kloakenöffnung tritt im hier schon niedrigen Flossensaum eine zum After hin tiefer werdende Rinne auf, so dass die Lappen der Kloakenspalte nichts anderes sind als die durch

diese Rinne gegabelte Fortsetzung des ventralen Flossensaumes (Dennert 1924). Abbildung 12 gibt den Verlauf des larvalen Flossensaumes in der Seitenansicht wieder. Ungefähr auf Stadium — 15 beginnt, zeitlich mit dem Anfang der Augenerhöhung zusammenfallend, die Resorption der Lappen der Kloakenspalte (Kloakenmodellierung). Gleichzeitig fängt, während der obere Flossensaum noch keine Resorption erkennen lässt, der untere ganz allmählich an schmäler zu werden. Die beiden Reduktionen (eigentlich ist es ein und dieselbe) haben zur Folge, dass die Ansatzstelle des ventralen Flossensaumrandes sich der Kloake entlang schwanzwärts verschiebt und 5 Tage vor der 1. Häutung in dem von Kloake und Schwanz gebildeten Winkel liegt oder ganz wenig schwanzwärts verschoben ist. Der Saumrand bildet mit dem Schwanzstamm einen maximal spitzen Winkel. 1—3 Tage vor diesem Zeitpunkte liegt die Ansatzstelle ebenfalls im Winkel Kloake — Schwanz; aber der vom Flossensaum mit dem Schwanzstamm gebildete Winkel ist merklich grösser. Der gestrichelte Flossensaumumriss in Abbildung 12 zeigt ungefähr den Verlauf des Flossensaumrandes auf Stadium —5. Bemerkenswert ist auf diesem Stadium die geringe Resorption des dorsalen Flossensaumes und deshalb sein noch vollkommen larvales Aussehen, mit der Ecke am Beginn der Rückenpartie. Abbildungen 13 und 14 geben in verschiedener Ansicht Stadium 0 bezw. Stadium —5 wieder.

Stadien vor Stadium —5 können trotz grosser Übung und grösster Vorsicht nur annähernd bestimmt werden. Wohl beginnen in vielen Fällen die Erhöhung der Augen und die “Modellierung der Kloake“ als erste metamorphotische Veränderungen ungefähr 15 Tage vor der 1. Häutung (Stadium —15). Diese Veränderungen gehen aber äusserst langsam vor sich und ermöglichen deshalb nur eine ungenaue Schätzung ihres Differenzierungsgrades. Bei Larven, die vom gleichen Weibchen stammen und unter denselben Bedingungen gehalten werden, können immerhin durch Vergleiche Stadien vor Stadium —5 auf 1—3 Tage genau festgelegt werden. Bei der Beobachtung von Larven, bei denen aus irgend einem Grunde die Umwandlung später eintrat, oder die sich sonst abnorm verhielten, zeigte es sich, dass die “Kloakenmodellierung“ und geringe Augenerhöhung längere Zeit auf dem gleichen Stand verbleiben können, ohne dass ein weiterer Fortschritt festzustellen wäre. Erreichten aber diese Larven schliesslich das am ventralen

Flossensaume morphologisch bestimmbare Stadium —5, so schritt die weitere Umwandlung unweigerlich fort, und in keinem Falle wurden mehr als 6 Tage bis zur 1. Häutung gebraucht. In zwei Fällen M 134 und M 138 trat sogar eine Beschleunigung der Resorptionsprozesse ein, so dass bereits nach 3 Tagen die 1. Häutung eintrat. Durch diese Beobachtungen erhält Stadium —5 eine erhöhte Bedeutung; denn erst von diesem Momente an kann vom eigentlichen Beginn der Metamorphose gesprochen werden. Mit Stadium +10 bis +11 sind die Larven "vollkommen" umgewandelt. Auf Grund dieser Tatsachen können die von mir aufgestellten Stadien in drei Gruppen aufgeteilt werden:

Praemetamorphosestadien: ca. —15 bis —5.
Metamorphosestadien: —5 bis ca. +10.
Postmetamorphosestadien: von ca. +10 an.

Entsprechend bezeichne ich die Periode vom Beginne der "Kloakenmodellierung" und Augenerhöhung (meist Stadium —15) bis zu Stadium —5 mit Praemetamorphose (entspricht bei Grant ungefähr: "the incipient metamorphic period"); die Periode von Stadium —5 bis ca. +10 mit Metamorphose (entspricht bei Grant: "the metamorphic period") und die Periode von Stadium +10 an mit Postmetamorphose.

Die Metamorphose von *S. sal.* dauert also bei einer Temperatur von ungefähr 20° C ca. 16 Tage. Wird die Praemetamorphose noch einbezogen, so braucht die Larve von den frühesten äusserlich sichtbaren Veränderungen bis zur "fertigen" Umwandlung in den jungen Salamander ungefähr 25 Tage.

Ich bin mir vollauf bewusst, dass diese Einteilung eine künstliche ist; denn Anfang und Ende dieses Prozesses sind unmöglich genau zu fassen.

c) *ANALYSE VERSCHIEDENER UMWANDLUNGSMERKMALE MIT HILFE VON EINZELBEOBACHTUNGEN UND VON MESSUNGEN.*

Mein Ziel war nicht nur, Stadien aufzustellen, sondern auch, den zeitlichen Verlauf und das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Resorptionsprozesse sowie die Änderung der Verhaltensweise der Larve während der Umwandlung möglichst klar zur Darstellung zu bringen.

Zur Festlegung der äusseren Veränderungen der Larven während ihrer Umwandlung erwies es sich als vorteilhaft, diejenigen Körperteile der Larven, die sich während der Umwandlung ändern, auszumessen. Um diese Messungen ausführen zu können, wurden

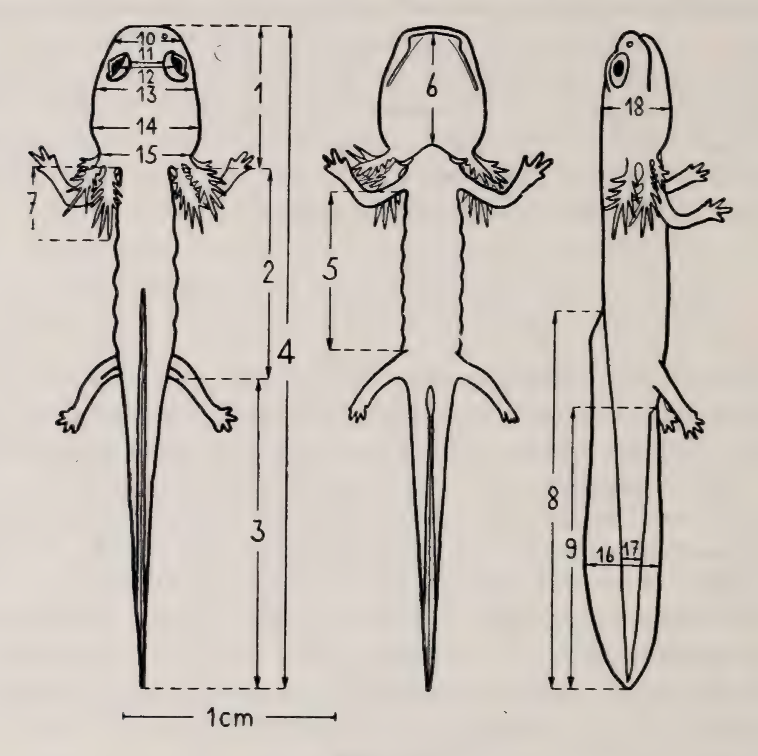


ABB. 15.

Schematische Darstellung einer Larve von *Salamandra salamandra* L. zur Festlegung der Fixpunkte und der ausgemessenen Strecken. Die Zahlen beziehen sich auf die Beschreibung der betreffenden Strecken im Text.

charakteristische Strecken an der Larve festgelegt. BLOUNT (1935) führte Messungen an *Ambystoma*-Larven aus und gibt eingehende Erläuterungen über die Wahl seiner Mess-Strecken. BLOUNT wollte lediglich die Einwirkung von Hypophysenimplantationen auf die verschiedenen Körperregionen der Larven nachweisen; deshalb verwendete er sehr viele Mess-Strecken und brach seine Messungen kurz vor der Umwandlung ab. Für unsere Messungen wurden Strecken eingeführt, die während der Umwandlung mög-

lichst grosse Veränderungen erfahren und die einzelnen Umwandlungsmerkmale klar repräsentieren. Bei einigen dieser Strecken fehlen aber die für deren Ausmessung notwendigen Fixpunkte (Kopfbreite, Schwanz-Flossensaumhöhe, etc.), so dass derjenige, der die Messungen ausführt, für die betreffenden Strecken Pigmentfixpunkte festlegen muss, um die Messungen während der Larvenperiode und während der Umwandlung stets an der gleichen Stelle ausführen zu können. Abbildung 15 sowie die Beschreibung der ausgemessenen Strecken bestimmen die Lage der Mess- und Fixpunkte.

Die Beschreibung der ausgemessenen Strecken.

1. Kopflänge: Abstand der Schnauzenspitze vom Innenrande der Basis des dritten Kiemenstammes.
2. Rumpflänge: Abstand der Basis des dritten Kiemenstammes von der Innenseite des Hinterbeinursprungs.
3. Schwanzlänge: Abstand des Hinterbeinursprungs von der Schwanzspitze.
4. Totallänge: Strecke von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze.
5. Bauchlänge: Kürzeste Distanz zwischen Vorder- und Hinterbeinursprung.
6. Gulardistanz: Kürzester Abstand des Unterkieferrandes vom Gularrand (in der Medianlinie gemessen).
7. Kiemenlänge: Abstand der distalsten Kiemenastspitze der dritten Kieme von der Wurzel des Kiemenstammes nächst dem Körper.
8. Obere Flossensaumlänge: Distanz zwischen dem Rückenansatz des dorsalen Flossensaumes und der Schwanzspitze.
9. Untere Flossensaumlänge: Distanz vom Ansatze des ventralen Flossensaumes an der Kloake bis zur Schwanzspitze.
10. Schnauzenbreite: Wird gemessen in der Mitte zwischen Schnauzenspitze und vorderem Augenbecherrande.
11. Augenabstand I: Kürzester Abstand der Augenbecher.
12. Augenabstand II: Abstand der obersten Punkte der beiden Augenbecherränder.
13. Kiefereckenabstand: Wird hinter dem Rande der beiden Augenbecher gemessen.
14. Kopfbreite: Wird auf $^2/_3$ Höhe des Abstandes: hinterer Augenbecherrand—Basis des zweiten Kiemenstammes, gemessen.

15. P a r o t i d e n a b s t a n d : Strecke zwischen den lateralen Ansatzstellen der zweiten Kiemenstämme.
16. F l o s s e n s a u m h ö h e : Wird an der Stelle ihrer maximalen Höhe, hinter der Mitte der unteren Flossensaumlänge, gemessen.
17. S c h w a n z s t a m m h ö h e : Wird an der gleichen Stelle wie 16 bestimmt.
18. K o p f h ö h e : Wird hinter den beiden Augenbechern gemessen.

Im Ganzen wurden 7 Larven ausgemessen. Die erhaltenen Werte sind in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel deponiert.

1. *Die Veränderung des Farbmusters.*

Die Beeinflussbarkeit der Larven-Pigmentierung gab Anlass zu zahlreichen Versuchen (v. Frisch 1920, Herbst 1924 u. 1925, Marx 1929 u. a.). Sie hatten den Zweck, von der Norm abweichende Zeichnungsmuster der jungen Salamander experimentell zu provozieren und so die Ursache der Variabilität im Farbkleide der Salamander zu klären. Man erhielt auch bei den Versuchstieren öfters extrem helle oder dunkle junge Feuersalamander. Im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung glichen sich die Differenzen aber aus, so dass wir von einer erblichen Fixierung des definitiven Zeichnungsmusters sprechen können, das allerdings innerhalb einer gewissen Amplitude schwanken kann.

Himmer (1924) untersuchte den physiologischen und morphologischen Farbwechsel und Berweger (1926) die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von *S. sal.* In diesen beiden Arbeiten und in derjenigen von Marx (1929) finden sich ab und zu sehr genaue Beschreibungen über das Verhalten der verschiedenen Pigmentarten während der Larvenperiode und der Umwandlung. Um nicht aus dem Rahmen meiner Arbeit zu treten, sehe ich von diesen Arbeiten ab und gebe nur ganz kurz eine Beschreibung der Veränderung des Farbmusters, wie es ein Beobachter von blossem Auge oder mit schwacher Lupenvergrösserung zu Gesicht bekommt.

Sowohl unter den Winterlarven als auch unter den im Frühling geborenen findet man jeweilen beträchtliche Unterschiede der Färbung. Die Larven desselben Weibchens verhalten sich im allgemeinen ähnlich. Sie können ein einheitlich dunkel-braunes bis schwarzes Aussehen zeigen; in den meisten Fällen aber besitzen sie ein Zeichnungsmuster, das durch die besondere Anordnung der

Melanophoren bestimmt wird. Anhäufungen von Melanophoren heben sich zu beiden Seiten der Medianlinie als braune bis schwarze Flecken, die durch Ausläufer verbunden sein können, vom hellen, grau- bis oliv-grünen Untergrunde, der nur spärlich mit Melanophoren besetzt ist, ab. Pigmentkörnchen, die in den Epithelzellen eingelagert sein können (Epithelpigment), überziehen netzartig angeordnet fast sämtliche Körperteile (vergl. Abb. 16). Auch die für *S. sal.* charakteristischen, hellen, melanophorenfreien Stellen an den Beinwurzeln sind von diesem Netz überspannt. Die Menge des schwarzen Epithelpigmentes kann individuell sehr verschieden sein und den Hautton merklich beeinflussen (Himmer 1924). Der Bauch und der Hauptteil der Kehle sind frei von Pigmenten. Im unteren Teil der beiden Flanken, zwischen Vorder- und Hinterbeinen, verläuft ein Band von mehr oder minder dicht gelagerten Guanophoren, das dieser Zone bei geeigneter Beleuchtung ein silberglänzendes Aussehen verleihen kann. Auch ventral auf dem Herzschlauch befindet sich meistens eine Schicht Guanophoren.

Bei der Weiterentwicklung der Larven werden die Flecken durch den engeren Zusammenschluss der Melanophoren dunkler und somit das Zeichnungsmuster ausgeprägter. In einer lanzettförmigen Anhäufung sammeln sich öfters auf dem Kopf Melanophoren an. Die Spitze dieser "Lanzette" liegt zwischen den Augen, und der Schaft reicht bis hinter die Kiemengegend.

Mit Beginn der Praemetamorphose verändert sich der Charakter des Farbkleides. Schon etwas vorher bekommt die Oberseite der Larven durch das Zunehmen der Epithelschichten und die Lagerung der Chromatophoren ein sammtartiges Aussehen. Die Schwarzflekken beginnen allmählich an einzelnen Stellen zu anastomosieren und an Ausdehnung zu gewinnen, während an anderen Stellen sich Melanophoren ballen und verschwinden, so dass in solchen Gebieten der helle Untergrund an Ausdehnung gewinnt. Zu Beginn der Praemetamorphose zeigt aber das Zeichnungsmuster noch vorwiegend larvales Aussehen. Der helle Grundton beginnt sich in den folgenden Tagen zu differenzieren. Die Vermehrung der Guanophoren und der Lipophoren an diesen pigmentarmen Stellen gibt dem Untergrund eine gelbliche Färbung. Stadium —5 zeigt noch immer vorwiegend die larvale Anordnung des Zeichnungsmusters mit einer Farbveränderung gegen gelb. Die "Schwarzflecken" besitzen einen Braunton, und ihre Abgrenzung gegenüber dem

gelb-schmutzigen Untergrund ist vollkommen unscharf. Bauch und mittlere Zone der Kehle sind noch ohne Pigment.

Mit Beginn der Metamorphose (Stadium —5) verändert sich das Farbkleid rasch. Der Prozess der vollkommenen Verschmelzung der einzelnen Melanophoren schreitet auf dem Rumpf rasch vorwärts, während die Melanophoren des Kopfes nur langsam in diesen Zustand übergehen. Die "Schwarzflecken" sind ventralwärts

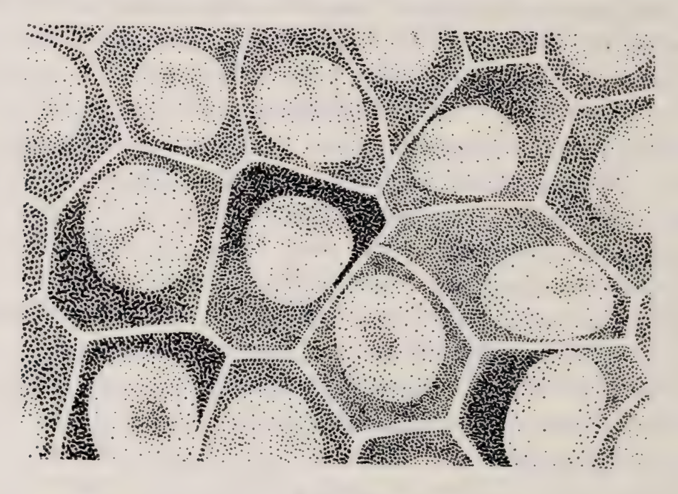


Abb. 16.

Rückenpartie der abgestreiften 1. Häutungsschicht mit Pigmentkörnchen in den abgeplatteten Epithelzellen (Epithelpigment).

an den Flanken meist verschmolzen, und die Larven sind durch diesen Prozess dunkler geworden. Zwischen dem allmählich zum dunklen Grund werdenden Schwarzpigment nehmen die nun zu Flecken und Streifen gewordenen Gelbpartien stark an Intensität zu. Die innerhalb dieser Gelbpartien liegenden Melanophoren verschwinden und sind nur mehr an den Rändern noch häufig anzutreffen. Ungefähr von Stadium —2 an beginnt sich die Unterseite zu pigmentieren, und bereits auf Stadium 0 haben Bauch und Kehle ein schwach russiges Aussehen. Die ganze Körperoberfläche erscheint matt und glanzlos; denn die Lipophorengranula besitzen noch nicht die leuchtende Farbe, und das Netz des Epidermispigmentes überdeckt noch die Oberseite des Tieres. Die gelben Zonen erhalten durch dieses Pigmentnetz und die noch eingeschlossenen Melanophoren ein schmutziges Aussehen. Mit dem Loslösen

der obersten verhornten Hautschicht (1. Häutung) erscheint das Farbbild wie von einem Schleier entblösst. Die sich ablösende Hautschicht hat nämlich durch die eingelagerten Melaninkörnchen bei vielen Larven ein dunkles Aussehen. Abbildung 16 gibt ein Stück der Rückenpartie dieses Schleiers (1. Häutungsschicht) wieder. In den folgenden Tagen wird die Zeichnung immer klarer und zwar aus verschiedenen Gründen:

1. Die sich ablösenden Hautschichten enthalten immer weniger eingelagertes Pigment, welches das Farbbild trüben könnte.

2. Die Melanophoren innerhalb der Gelbbezirke nehmen mit jedem Tag beträchtlich ab und sind auf Stadium +10 im Grossen und Ganzen verschwunden.

3. Die Lipophoren bilden eine zusammenhängende Schicht und die Lipophorengranula besitzen nicht mehr den larvalen, blassgelben Farbton (Berweger 1926), sondern haben mit Ende der Metamorphose die definitive, goldgelbe Färbung angenommen. Die unter der Lipophorenschicht liegende Guanophorenplatte wirkt dazu noch als Tapetum (v. Frisch 1920).

4. Der braunschwarze Grund wird durch die starke Vermehrung der Melanophoren immer dunkler.

Die Grenze zwischen Schwarz und Gelb ist längere Zeit noch unscharf, und überdies sind die beiden Bezirke öfters durch ein schmales, olivgrünes Band getrennt. Die Berussung des Bauches und der Kehle geht allmählich vor sich, und erst nach einigen Wochen oder Monaten sind die Epidermiszellen hier gleich pigmentiert wie die der Dorsalseite. Wir sehen, dass die Hauptperiode der Umwandlung des larvalen in das adulte Farbkleid mit Stadium —5 beginnt und mit Stadium +10 im Grossen und Ganzen beendet ist. Die feinere Differenzierung und endgültige Festlegung des Farbmusters und die vollständige Ausfärbung des Bauches und der Kehle fallen aber in die Postmetamorphose.

Die Pigmentveränderung vollzog sich bei den meisten der von mir beobachteten Larven in den eben beschriebenen Etappen. Es war mir deshalb möglich, nach dem Zustand des Farbkleides den bevorstehenden Beginn der Praemetamorphose oder der Metamorphose vorauszusehen. Die Farbveränderung ist aber kein unbedingt zuverlässiges Merkmal, da sie bei den einzelnen Individuen zeitlich weitgehend differieren kann. Darauf haben schon

verschiedene Autoren hingewiesen. Larven, die DENNERT (1924) in Aquarien mit hohem Wasserstande (35—40 cm) aufzog, erreichten eine grössere Länge als andere Larven und bekamen längere Zeit vor dem Verlassen des Wassers die ganz scharf ausgeprägte Färbung der erwachsenen Salamander (!). Unter den von mir aufgezogenen Larven trat die Gelbfärbung bei den längsten, ältesten Larven ebenfalls schon während der Praemetamorphose oder schon früher ein. Das extremste Farbmuster innerhalb der Praemetamorphose könnte mit der Normalfärbung von Stadium +4 verglichen werden. Die Färbung des Kopfes verhielt sich dagegen wie diejenige von Stadium —3. Das Epidermispigment war bei dieser Larve ganz schwach ausgebildet.

Die Irispigmentierung erfährt während der Metamorphose ebenfalls charakteristische Veränderungen. UHLENHUTH (1913) hat diesen Prozess aus dem Komplex der Metamorphose herausgegriffen und beschrieben. Die Iris ist von gelbem Pigment erfüllt. Die Pupille und die Sklera erscheinen schwarz, und deshalb hebt sich die Iris während des ganzen Larvenlebens als ein gelber Ring vom schwarzen Grund ab. UHLENHUTH bezeichnet diesen Ring der Kürze halber als "larvalen Irisring". Bei ganz jungen Larven ist der Irisring lichtgelb, fast zitronengelb und wird später dunkler und schliesslich orangegelb (UHLENHUTH). Nach meinen Beobachtungen wird der Irisring mit Eintritt der Metamorphose (Stadium —5) von Melanophoren verdrängt. Auf Stadium 0 sind immer noch grössere gelbe Flecken sichtbar, und mit Erreichung von Stadium +2 bis +3 ist die Iris schwarz. Winzige gelbe Pünktchen sind aber oft noch nach Wochen und Monaten sichtbar. UHLENHUTH findet eine völlige Schwärzung der Iris meist etwas v o r dem Abwerfen der "Larvenhaut". Da sich aber eine Larve während der Metamorphose mehrmals häutet (siehe S. 468), so kann sich UHLENHUTH leicht im Eintritt der 1. Häutung getäuscht haben. Nur grosse, dunkel pigmentierte Larven hatten in meinen Zuchten öfters bereits auf Stadium 0 geschwärzte Iris.

2. *Die Umwandlung der Augen.*

Bereits auf Seite 445 wies ich auf die schwierige Bestimmung des Beginns der Augenerhöhung hin. Auf Grund vieler Beobachtungen kam ich zum Schluss, dass die ersten Anfänge ungefähr 15 Tage vor die 1. Häutung zu setzen sind. Auf Stadium 0 sind die Augen voll-

kommen erhöht. Wird die Lage des larvalen Auges mit Null bezeichnet und die vollständige Augenerhöhung mit 10, so können die Praemetamorphose- und Metamorphosestadien ungefähr mit folgenden Zahlen für den Grad der Augenerhöhung belegt werden:

Stadium	—15	0
Stadium	—10	1—2
Stadium	—8	2—3
Stadium	—5	5
Stadium	—2	7—8
Stadium	0	10

Mit dem Einsetzen der Metamorphose tritt also eine Beschleunigung in der Umwandlung der Augen ein.

Die Erhöhung der Augen versuchte ich ebenfalls objektiv durch Messungen festzulegen. Die Differenz von Augenabstand (I) [11] und Augenabstand (II) [12] (siehe S. 449 u. Abb. 15) gibt ein Mass für den Grad der Umwandlung der Augen; denn gleichzeitig mit der Erhöhung verschiebt sich die Sehachse von der larval eher vertikalen Lage in Richtung der horizontalen, und der obere Augendeckel wächst seitwärts. Die beiden Kurvengruppen von Abb. 17 geben das Verhalten dieser beiden Mess-Strecken bei 3 Larven wieder. Die stark ausgezogene Kurve soll den Normalverlauf der fiktiven "Mittellarve" darstellen. Wir sehen, wie sich der Abstand der beiden Augen (Augenabstand (I) [11]) während des normalen Larvenwachstums vergrössert, dann aber während der Praemeta-

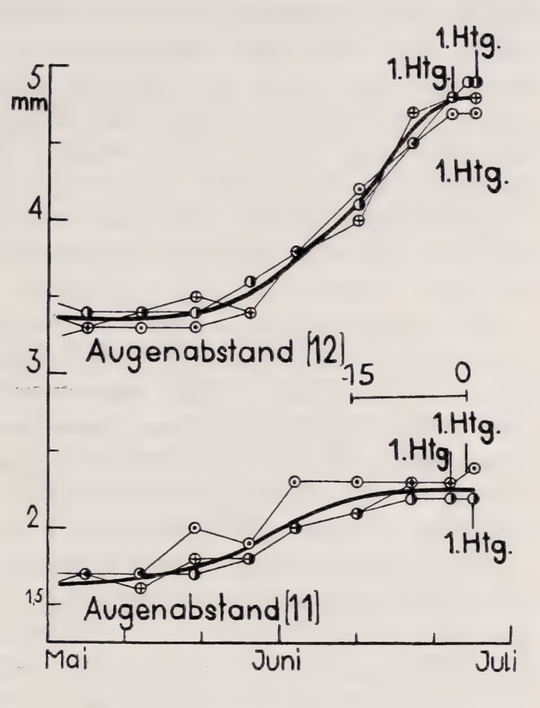


Abb. 17.

Durch Vergleich der beiden Kurvengruppen (Augenabstand [11] und Augenabstand [12]) wird der Prozess der Augenerhöhung ersichtlich. ⊙ = M 1; ☾ = M 3; ⊕ = M 4; 1. Htg. = Stadium 0; |———| Periode der Augenerhöhung der fiktiven „Mittellarve". Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.

morphose nur noch schwach zunimmt und mit Beginn der Metamorphose gleich bleibt. Augenabstand (II) [12] wird ebenfalls entsprechend dem Wachstum des Kopfes grösser, setzt aber mit Beginn der Praemetamorphose bis zu Stadium 0 sein Wachstum fort. Diese Zunahme während der Praemetamorphose und Metamorphose beruht zum grössten Teil auf der in dieser Zeit einsetzenden Augenerhöhung. Ein Vergleich der beiden Kurvengruppen zeigt deutlich den Prozess der Augenerhöhung zur Zeit der Praemetamorphose und Metamorphose. Der Beginn der Augenumwandlung kann nicht aus den Kurvenbildern herausgelesen werden; denn wie aus der graphischen Darstellung ersichtlich, ist dieser Vorgang ein ganz allmählicher.

Die Variationsbreite im Grade der Augenerhöhung während der verschiedenen Stadien scheint ziemlich gross zu sein. Diese Angaben sind aber wahrscheinlich zu einem grossen Teile auf die durch verschiedenartige Pigmentierung hervorgerufene Täuschung in der Abschätzung des Grades der Erhöhung zurückzuführen.

Parallel mit der Augenerhöhung geht die Lidbildung; sie ist ebenfalls auf Stadium 0 abgeschlossen.

Naef (1923) hat die Frage des Einflusses der Augenumwandlung auf den Nahrungserwerb während dieser Periode untersucht. Er sieht seine Larven während dieser Zeit öfters neben den Futterbissen schnappen, und er nimmt an, dass sich während dieser Periode die optischen Einrichtungen der Augen auf das Landleben einstellen, und dass deshalb die Larven zuletzt im Wasser weitsichtig sind. Unsere Tiere schnappten erst mit Beginn der Metamorphose, also zur Zeit der beschleunigten Augenerhöhung, gelegentlich daneben. Dies soll aber nicht heissen, dass sie während dieser Periode wahllos herumtappen. Tubifex, die ich den Metamorphosestadien —5 bis 0 im Abstande von ½ — 1 cm vor die Schnauze legte, wurden von ihnen gesehen und öfters auch gefressen. In dieser Metamorphoseperiode beginnt dann aus anderen Gründen eine Hungerperiode von einigen Tagen (siehe S. 473).

Die Larve M 150, die am 26.V.1937 Stadium 0 erreichte und im Stadium +2 das Wasser verliess, brachte ich am 30.VI.1937 wiederum ins Wasser zurück. Der junge Salamander hatte eine Länge von 53 mm erreicht. Er konnte sich im Wasser im Gegensatz zu vielen anderen hauptsächlich mit Hilfe der Buccopharyngeal-Atmung (siehe S. 475) den nötigen Sauerstoff zuführen. Am 8.VII.

1937 reichte ich ihm im Abstande von 1 — 0,5 cm von der Schnauze unter Wasser einen Klumpen Tubifex hin (Wassertemperatur 20°—21° C). Er drehte den Kopf nach den Tubifex und schnappte danach. Es gelang ihm trotz der Anpassung der Augen an den Landaufenthalt und der vollständigen Reduktion der Lippensäume einige Tubifex zu fressen.

Die Feststellung von Naef muss also dahin berichtigt werden, dass die Larven in der Periode vor dem "An Land Gehen" aus Gründen, die mit der gesamten Umwandlung im Zusammenhange stehen, die vorgesetzte Nahrung nicht beachten oder verweigern. Die Umstellung der optischen Einrichtungen spielt nur eine untergeordnete Rolle.

3. *Die Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes.*

Anlässlich der Einführung von Stadien (S. 445) gab ich eine kurze Beschreibung des larvalen Zustandes der beiden Saumteile und verwies mehrmals auf den Reduktionsgrad des dorsalen und ventralen Flossensaumes während der Umwandlung (S. 446), ohne aber die Reduktion allgemein zur Darstellung gebracht zu haben. Dennert (1924) gibt eine eingehende Beschreibung des histologischen Baues und der Veränderung des Flossensaumes während der Umwandlung. Nach Kornfeld (1914) beginnt die Flossensaumreduktion bereits einige Tage vor dem "An Land Gehen" der "Larven"; in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens erfolgt eine plötzliche Beschleunigung in der Rückbildung; aber die letzten Reste verschwinden erst nach dem "An Land Gehen". Dennert machte ähnliche Beobachtungen; seine "Larven" hatten meist nach 4-tägigem Landaufenthalt einen gänzlich abgerundeten Schwanz. Bei Larven, die lange im Wasser blieben, war beim "An Land Gehen" von den Flossensäumen fast nichts mehr nachweisbar. Im Folgenden beziehe ich die Reduktion des oberen und unteren Flossensaumes auf die von mir festgelegten Stadien.

Die Flossensaumreduktion beginnt ungefähr auf Stadium —15. An den beiden Lappen der Kloakenspalte sind die ersten Resorptionserscheinungen sichtbar; bald darauf beginnt der ventrale Flossensaum schmäler zu werden, während der dorsale Saum noch keine Veränderungen erkennen lässt. Histologische Untersuchungen der beiden Flossensäume zeigten, dass am ventralen Flossensaume die regressiven Vorgänge früher und auch intensiver einsetzen als

am dorsalen Saume (Dennert). Von Stadium —5 an beginnt die Ansatzstelle des ventralen Flossensaumrandes vom Winkel Kloake— Schwanzstamm rasch nach hinten zu rücken, so dass sich auf Stadium 0 der Saumrest hinter der Schwanzmitte befindet und auf Stadium +2 bis +3 überhaupt gänzlich verschwunden ist. Der obere Flossensaum lässt erst von Stadium —6 an deutliche Resorptionserscheinungen erkennen. Schon auf Stadium —4 ist die für den Rückenteil des Flossensaumes typische Ecke fast vollständig ausgeglichen. Von diesem Momente an beginnt die Ansatzstelle des dorsalen Flossensaumrandes rasch nach hinten zu rücken. Auf Stadium 0 erreicht sie die für dieses Stadium typische Lage auf Kloakenhöhe. Bereits auf Stadium +5 bis +7 ist der Flossensaum gänzlich resorbiert.

Abb. 18.

Abnahme der Flossensaumhöhe [16] während der Umwandlung. ○ = M 90; ● = M 98.

Die Flossensaumhöhe [16] (siehe S. 449 u. Abb. 15) der Larven M 90 und M 98 wurde während der Umwandlung gemessen; die beiden Kurven in Abbildung 18 zeigen die auf den verschiedenen Stadien gemessenen Höhen in graphischer Darstellung. Der gleichmässige Verlauf der beiden Kurven beweist die grosse Regelmässigkeit, mit der der Abbau der Flossensäume vor sich geht. Auf Stadium —9bis —8 kann das erste Schmälerwerden des Flossensaumes festgestellt werden. Auf Stadium —5 bis —4 setzt die eigentliche Resorption der Flossensäume ein, so dass auf Stadium 0 die halbe Höhe erreicht ist, und auf Stadium +5 nur noch kleine Reste des oberen Flossensaumes übrig bleiben, die ein bis zwei Tage später restlos verschwinden. Die gestrichelte Linie gibt den Zeitpunkt der vollständigen Resorption an. Die weitere Abnahme geht auf Kosten des Schwanzstammes.

Die graphische Darstellung der dorsalen Flossensaumlänge [8] der drei ausgemessenen Larven M 1, M 3, M 4 zeigt ebenfalls eine garadezu ideale Regelmässigkeit im Zurückweichen des dorsalen Randes (Abb. 19). M 1 erreichte Stadium 0 am 24. Juni, M 3 am 25. Juni und M 4 am 22. Juni. Bemerkenswert ist der geradlinige Verlauf der Kurven von Stadium —4 bis —3 an. Es tritt auch deutlich die Tatsache hervor, dass die 1. Häutung meist in einem bestimmten Momente der Flossensaumreduktion stattfindet. Dennert (1924) findet dagegen zur Zeit der 1. Häutung beträchtliche individuelle Schwankungen im Grade der Flossensaumreduktion. Dennert hat wahrscheinlich gelegentlich die 1. Häutung mit der zweiten, die kurz darauf erfolgt (siehe S. 468), verwechselt. Zawadowsky und Liptschina (1928) betonen, dass das Zurückweichen des dorsalen Flossensaumrandes vom Hinterkopf zur Schwanzwurzel beim Axolotl ebenfalls ein Masstab für den Metamorphosegrad sei.

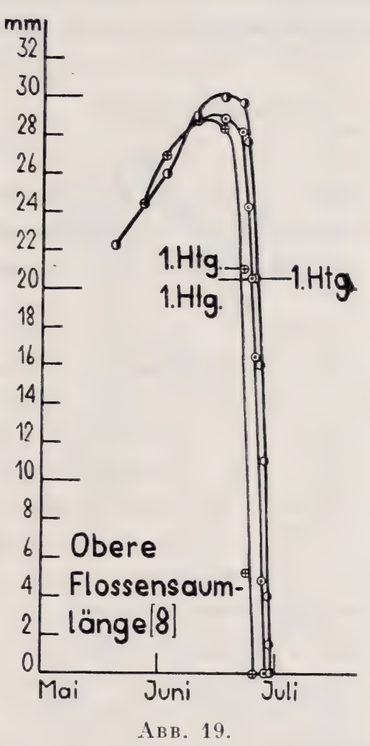


Abb. 19.

Die Reduktion des dorsalen Flossensaumes der drei Larven ◎ = M 1, ◐ = M 3, ⊕ = M 4. Die Marke der jeweiligen 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien.

Larven, die aus irgend welchen Gründen spät zur Umwandlung ansetzten, zeigten öfters nicht diese Regelmässigkeit im Ablaufe der Flossensaumreduktion. Bei solchen Larven erwies sich dann auch die Bestimmung von Stadium —5 als äusserst ungenau. Die Ansatzstelle des oberen Flossensaumrandes befand sich am Tage der 1. Häutung meist vor oder hinter der für dieses Stadium typischen Stelle.

4. Die Reduktion der Kiemen.

Kornfeld (1914) beschreibt als Grundlage seiner experimentellen Untersuchungen über die Rückbildung der Kiemen ihre

Morphologie, Anatomie und Histologie während der Larvenperiode und während der Umwandlung. "Die Kiemen bleiben meist bis zu den späteren Stadien der Metamorphose erhalten. Dann setzt erst eine langsame, meist unbedeutende Rückbildung ein, und erst in den letzten 1—3 Tagen des Wasserlebens erfolgt dann eine rapide Rückbildung des weitaus grössten Teiles der gesamten äusseren Kiemenanhänge."

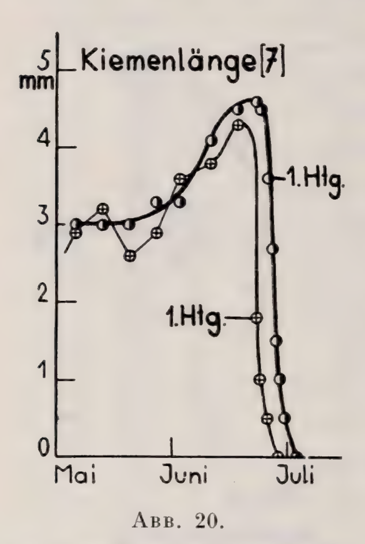


Abb. 20.

Das Verhalten der Kiemenlänge [7] der Larven M 3 = ◑ und M 4 = ⊕ während der Larvenperiode und der Umwandlung. Die Marke der 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien.

Die ersten Anfänge der beginnenden Resorption der Kiemen sind auf Stadium —3 bis —1 sichtbar; sie sind aber äusserst schwierig zu bestimmen. Die Kiemenästchen welche während der Praemetamorphose meist ein stark rötliches, frisches Aussehen haben, werden schlaffer; aber erst am Tage der 1. Häutung beginnen sie sich deutlich zu verkürzen, und 2—3 Tage später sind die Kiemenästchen meistens nur noch als kurze Zacken an den erst wenig reduzierten Kiemenstämmen sichtbar. Die Reduktion der Kiemenstämme geht bedeutend langsamer vor sich als diejenige der Aestchen, so dass erst auf Stadium +9 bis +11 oder noch später die letzten Reste der Kiemenstämme resorbiert sind.

In Abbildung 20 habe ich die Kiemenlängen [7] der beiden Larven M 3 und M 4 auf der y-Achse abgetragen, während auf der x-Achse die Zeit vom Herausnehmen der Larven aus dem Uterus bis zum Abschluss der Messungen angegeben ist. Die Kurve von M 3 wurde kräftiger ausgezogen, denn sie stellt den am häufigsten verwirklichten Fall dar. Die 1. Häutung fällt deutlich in den Anfang der Kiemenabnahme. Die Längenabnahme vor der 1. Häutung ist normalerweise weniger auf die Verkürzung der Kiemenästchen als vielmehr auf deren Erschlaffung zurückzuführen. Oefters konnte ich aber trotzdem bereits 1—2 Tage vor der 1. Häutung eine wirkliche Verkürzung der Aestchen wahr-

nehmen. Bei solchen Tieren waren dann auch die Kiemen auf Stadium 0 beträchtlich kürzer. M 4 ist ein solcher vom Normaltyp abweichender Fall. Es scheint, dass vor allem regenerierte Kiemen schon auf Stadium —2 bis —1 deutliche Resorptionsanfänge zeigen. Tiere, die bereits auf Stadium 0, wenn auch anfänglich nur für kurze Zeit an Land gehen, besitzen ebenfalls eine scheinbar stärkere Resorption als Paralleltiere, die noch im Wasser leben.

5. *Die Reduktion der Lippensäume.*

Matthes (1934) hat sich eingehend mit dem Bau und der Funktion der Lippensäume von Urodelenlarven und wasserlebenden Urodelen beschäftigt. Im Folgenden halte ich mich weitgehend an seine Ausführungen.

Die Larven besitzen einen Oberlippen- und einen Unterlippensaum. Diese beiden Säume hängen vorne neben einander herab; weiter hinten sind sie miteinander verzahnt, und in ihren kaudalen Hälften sind sie völlig miteinander verwachsen. Die Verwachsungsstelle liegt etwa in der Mitte der Längsausdehnung der Lippensäume. Matthes bezeichnet diese verwachsenen Abschnitte der Lippensäume als eine "Wange" und zwar als Parallele zur Wangenbildung der Säugetiere. Der "Mundwinkel" wird infolgedessen bei der Larve weit nach vorne verlegt; die Mundspalte ist gegenüber der des umgewandelten Tieres erheblich verkürzt und die Öffnungsmöglichkeit des Maules in dorso-ventraler Richtung beschränkt. Mit Matthes und Jaekel (zitiert von Matthes) sehe ich ebenfalls die Bedeutung der Lippensäume darin, dass durch sie den Larven jene Form der Nahrungsaufnahme unter Wasser, die man als "Saugschnappen" bezeichnet, erleichtert wird. Durch die Verkürzung des Mundspalts wird die Mundhöhle vergrössert und die Einströmungsöffnung auf die Mundspitze beschränkt, was natürlich für das "Saugschnappen" von Vorteil ist. Matthes hat diesen Vorgang auf einem Filme festgehalten, und er gibt in seiner Arbeit zwei Ausschnitte daraus, die den vorerst theoretisch aufgestellten Mechanismus bestätigen.

Matthes verfolgte ebenfalls den Abbau der larvalen Lippensäume. Da er unter seinem Material fast keine Übergangsstadien mit halb reduzierten Lippensäumen fand, nahm er an, dass die Reduktion sehr schnell vor sich gehe. Der Abbau ergreift sowohl

den freien, als auch den verwachsenen Teil der Lippensäume. Dadurch erreicht schliesslich der Mundwinkel seine kaudale Endlage. Nach MATTHES geschieht der Abbau noch durchaus während der Wasserzeit; genauere Zeitangaben gibt er nicht. Nach meinen Untersuchungen beginnt die Reduktion der beiden Lippensäume auf Stadium —4 bis —3 und ist auf Stadium +5 bis +6 beendet. Sie verläuft also entgegen der Ansicht MATTHES' ganz allmählich. Auf Stadium 0 ist der Abbau fast bis sur Hälfte fortgeschritten; der für die Larve typische Mundverschluss mit der Verzahnung der Lippensäume ist aber noch vorhanden. Erst von diesem Momente an reduziert sich die Wange, und 5—6 Tage nach der 1. Häutung bilden allein die Kieferleisten den für den Salamander typischen, einfacheren Mundverschluss.

6. *Der Verschluss der Kiemenspalten.*

Die Kiemenspalten erleiden erst einige Tage nach Beginn der Metamorphose Veränderungen. Auf Stadium 0 sind immer noch sämtliche Kiemenspalten wie bei der eigentlichen Larve offen, was, gemeinsam mit den erst wenig verkürzten Kiemen, dem Hinterteile des Kopfes Larvencharakter gibt. Bei Tieren, die auf Stadium 0 noch Tubifex schnappten, zeigte sich öfters die eigentümliche Erscheinung, dass einzelne Tubifex hinten durch die Kiemenspalten wieder heraustraten. Bei den Larvenstadien konnte nichts ähnliches beobachtet werden. Offenbar ist durch den bereits begonnenen Abbau von Muskeln und Knorpeln in der Kiemenspaltenregion ein vollständiger aktiver Verschluss der Spalten während des Saugschnappens nicht mehr möglich. Bereits auf Stadium +1 sind die Wände der Kiemenspalten teilweise kollabiert, und auf Stadium +5 bis +6 sind sämtliche Kiemenspalten verschwunden.

7. *Das Verhalten des Kopfumrisses während der Umwandlung.*

Die Form und der Umriss des Kopfes ändern sich während der Umwandlung sehr stark. Der Kopf einer vor der Umwandlung stehenden Larve hat einen fast rechteckigen Umriss. Die Schnauze ist breit und stumpf, und von den Kieferecken an verläuft der Umriss annähernd parallel der Medianlinie zu den Ansatzstellen der Kiemen. Während der Praemetamorphose sind am Kopfumriss keine Veränderungen wahrzunehmen. Sämtliche Umrissverschiebungen fallen in die Metamorphose. Auf Stadium —4

beginnt die Abrundung der Schnauze, die auf Stadium —2 vollendet ist, so dass der Kopfumriss mit einer halben Ellipse verglichen werden kann, deren Brennpunkt zwischen den Augen liegt, und deren kleine Achse der Parotidenabstand bildet. Erst jetzt setzt die eigentliche "Zuspitzung" der Schnauze ein. Stadium 0 hat bereits eine deutlich "zugespitzte" Schnauze. In Abbildung 21 sind die während der Metamorphose ausgemessenen Breitenmasse des Kopfes der Larve M 98 aufgetragen. Die Kurve der "Schnauzenbreite" (S. 449 u. Abb. 15), welche die "Zuspitzung" der Schnauze repräsentiert, zeigt, dass auf Stadium 0 dieser Prozess bis zur Hälfte fortgeschritten ist (siehe die Kurve in Abb. 21). Auf Stadium +4 bis +5 hat die Schnauze die Salamanderform erreicht.

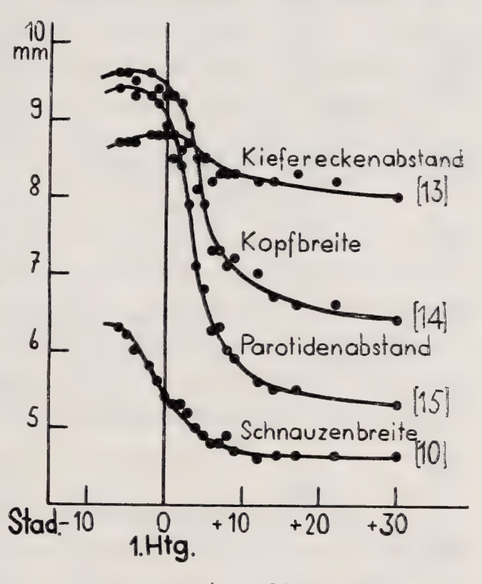


ABB. 21.

Das Verhalten verschiedener Breitenmasse des Kopfes während der Umwandlung der Larve M 98. (Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.)

Der Kiefereckenabstand (S. 449 u. Abb. 15) nimmt während der Praemetamorphose und zu Beginn der Metamorphose eher zu und verkleinert sich erst von Stadium +2 an ganz wenig (Abb. 21).

Der Parotidenabstand beginnt infolge der Erschlaffung der Muskeln in der Kiemenspaltenregion von Stadium —3 an schwach abzunehmen. Er besitzt auf Stadium 0 noch fast larvale Breite, nimmt dann aber infolge der einsetzenden Verschmelzung der Kiemenspalten, der Reduktion der Kiemen und des Wasserentzuges aus den Geweben rasch ab. Von Stadium +6 bis +7 an ist die Abnahme wieder geringer, und diese weitere Abnahme fällt zusammen mit der feineren Differenzierung der Zone unterhalb der Parotiden.

Die Kopfbreite verhält sich ähnlich wie der Parotidenabstand (Abb. 21); denn sie wird ebenfalls in der Zone der verschmelzenden Kiemenspalten gemessen.

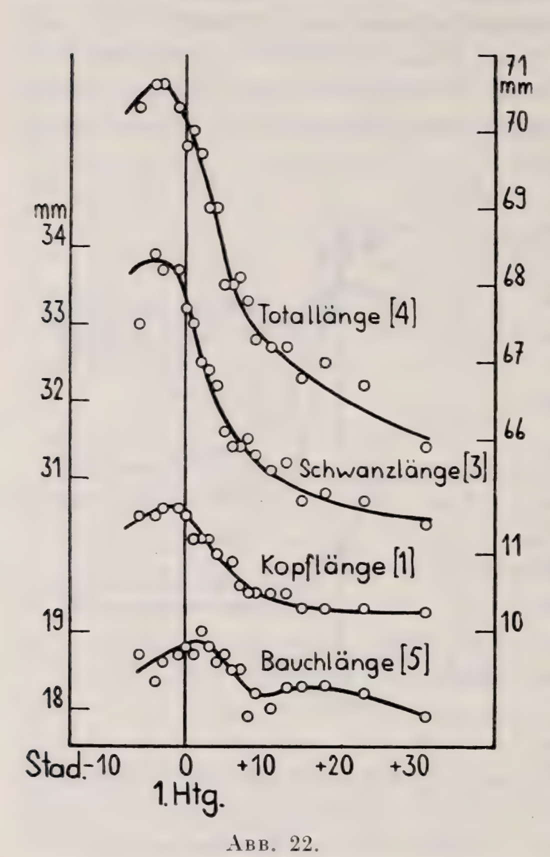


ABB. 22.

Das Verhalten der Totallänge [4], Kopflänge [1], Bauchlänge [5] und Schwanzlänge [3] während der Umwandlung der Larve M 90. (Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf Abbildung 15.)

Ein Vergleich der vier Kurven zeigt deutlich, wo die Hauptveränderungen am Kopfe stattfinden, und wie sie sich gegenseitig verhalten. Der zeitliche Ablauf variert beträchtlich; die Zuspitzung der Schnauze z. B. ist auf Stadium 0 bereits zur Hälfte vollzogen, während die Kopfbreite und der Parotidenabstand erst von diesem Stadium an merklich abnehmen. Der Kiefereckenabstand zeigt sogar die erste deutliche Veränderung erst zwei Tage später.

8. *Das Verhalten der Totallänge.*

Dass die Totallänge während der Umwandlung abnimmt, ist eine schon lange bekannte Tatsache. Es fragt sich aber, wie sich die Längenabnahme auf die Teilstrecken, wie Kopflänge, Bauchlänge und Schwanzlänge (siehe S. 448, Abb. 15) verteilt. Ausmessungen dieser drei Strecken ergaben ein übersichtliches Bild ihres Verhaltens. Abbildung 22 gibt die graphische Darstellung der gemessenen Strecken bei der Larve M 90 wieder.

Die Totallänge nimmt mit Beginn der Metamorphose ab. Die stärkste Verkürzung fällt in die Periode nach der 1. Häutung.

Die Kopflänge nimmt erst von Stadium 0 an und die Bauchlänge von Stadium +1 bis +2 an ab. Die Abnahme der Bauchlänge ist die geringste unter den drei Strecken. Die relativ grosse Streuung ihrer Messwerte, besonders gegen Ende der Metamorphose, ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die "Larve" vor der Messung sich bald an Land, bald in Wasser befand. Der schwache Anstieg der Kurve von ca. Stadium +10 bis Stadium +15 ist ebenfalls darauf zurückzuführen. Die Schwanzlänge nimmt entsprechend dem frühen Beginne der Flossensaumreduktion von Stadium —4 an ab. Die Hauptverkürzung fällt in die Periode nach der 1. Häutung.

Diese Analyse der Totallänge ergibt, dass auf Stadium 0 die Verkürzung allein auf der Abnahme der Schwanzlänge beruht. Die starke Abnahme nach Stadium 0 wird vor allem hervorgerufen durch die ebenfalls erst jetzt einsetzende eigentliche Verkürzung des Schwanzes und dann noch durch die Verkürzung der Kopflänge. Die Bauchlänge trägt am wenigsten zur Veränderung der Totallänge bei.

9. *Das Verhalten der Gular-Operkelfalte.*

Der Komplex der Kiemenspalten ist durch eine vom Hyoidbogen ausgehende Hautfalte (Operkelfalte) überwachsen. Die Falten der beiden Seiten sind ventral miteinander verwachsen und bilden die sogenannte Gularfalte. Diese ermöglicht eine Vergrösserung des Kiemenspaltenraumes (innere "Kiemenhöhle"). Der Rand der Gular-Operkelfalte verläuft quer über die Kehle und ist medial oralwärts eingebogen (Abb. 15).

Auf Stadium —5 besitzt die Gular-Operkelfalte noch vollkommen larvalen Charakter. Von Stadium —3 an sind die ersten Veränderungen sichtbar. Etwas oral vom Rande der Gularfalte, in dessen mittleren Zone, bilden sich in der Längsrichtung feine wellenartige Erhebungen, so dass die "Kehle" zwei Tage vor der 1. Häutung ein striemiges Aussehen erhält. Der Gular-Operkelrand beginnt nun wulstig zu werden, ohne indessen nach hinten zu wachsen. Die Gular-Operkelfalte von Stadium 0 hat striemiges Aussehen und besitzt einen wulstigen Rand mit larvaler Einbuchtung. Von Stadium 0 an beginnt die Falte nach hinten zu wachsen, und parallel

mit diesem Prozess verschwindet die Einbuchtung des Randes bis auf eine leichte Krümmung, und der wulstige Rand flacht sich immer mehr ab. Die Gular-Operkelfalte verwächst mit den untersten Teilen der Kiemenspaltenwände und mit dem Halsepithel und hilft also beim Verschluss der Kiemenspalten mit. Auf Stadium +8 bis +10 sind diese Prozesse beendet. Die Querfalte am Halse jedes Salamanders entspricht stets dem früheren Saume der Gular-Operkelfalte. Das "nach hinten Wachsen" der Falte kann durch Messungen nicht klar erfasst werden, da gleichzeitig mit der Zunahme der Gulardistanz die Abnahme der Kopflänge erfolgt.

10. *Das Verhalten des Gewichtes.*

Während der Umwandlung verändern sich Volumen, Körpergewicht und Wassergehalt der Larven. Im Zusammenhange mit der Analyse der verschiedenen Teilakte der Umwandlung führte ich nur Gewichtsbestimmungen aus; denn nach den Untersuchungen an Anurenlarven (Schaper 1902) verhalten sich bei diesen Volumkurve und Gewichtskurve annähernd gleich. Unsere Salamanderlarven werden sich kaum anders verhalten. Die Körpergewichtskurve ergab bei den Anurenlarven sogar noch einen zuverlässigeren "Index" für das absolute Wachstum als die Volumkurve. Das Verhalten des Wassergehaltes spiegelt sich nach Schaper ebenfalls in der Gewichtskurve wieder; denn die Gewichtsabnahme während der Umwandlung wird in der Hauptsache durch die starke Abgabe von Wasser und nur in geringem Masse durch die Abnahme der Trockensubstanz verursacht.

Die beiden Larven M 3 und M 4 wurden von ihrer Entnahme aus dem Uterus an (Ende April) während der Larvenperiode alle 8 Tage und dann während der Umwandlung in kürzeren Abständen gewogen. Die Anfangsgewichte betrugen zufälligerweise bei beiden 0,20 g. In den Einmachgläsern, in welchen ich diese Larven hielt, befanden sich stets Tubifex. Mit Beginn der Metamorphose wurden keine Tubifex mehr gefressen. In Abbildung 23 sind die Gewichte abgetragen. Wir sehen, dass sich die Gewichte von der Entnahme aus dem Uterus bis unfegähr zum 10. Juni gleich verhalten. M 3 tritt nun in die Praemetamorphose ein. Die Gewichtszunahme wird geringer, und mit Beginn der Metamorphose wird das Gewichtsmaximum erreicht. Jetzt setzt plötzlich eine starke Gewichtsabnahme ein, die sich dann etwa 9—10 Tage nach der

1. Häutung verlangsamt, aber infolge Hungerwirkung weiterhin anhält. Die gestrichelte Linie gibt die mutmassliche Gewichtszunahme des Salamanders wieder, wenn er von Stadium +10 an Futter erhalten hätte. Bei Paralleltieren, die aber nur von Beginn der Metamorphose an gewogen wurden und ungefähr von Stadium +10 an zum Fressen bewogen werden konnten, zeigte sich dieser erneute Gewichtsanstieg der Postmetamorphosestadien. M 4 ist gegenüber M 3 drei Tage im Rückstand, was ein grösseres Gewicht dieses Tieres zur Folge hatte. Im übrigen verhält sich seine Kurve wie diejenige von M 3.

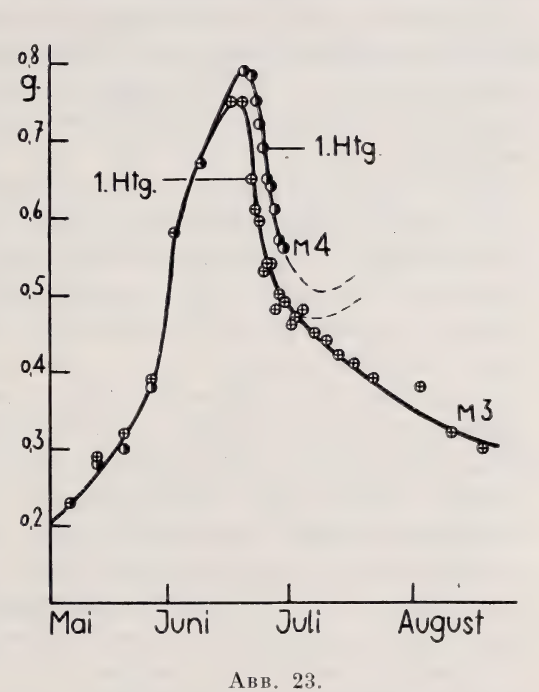


ABB. 23.

Das Verhalten des Gewichtes der beiden Larven M 3 = ⊕ und M 4 = ◐ während der Larvenperiode und der Umwandlung. Die Marke der 1. Häutung (Stadium 0) ermöglicht die Festlegung der Stadien. – – – – mutmassliche Gewichtszunahme bei postmetamorphotischer Nahrungsaufnahme.

11. *Das Verhalten der Haut.*

Die Haut der Urodelen ist, wie diejenige aller Amphibien, während der Umwandlung einer grösseren Zahl von Veränderungen unterworfen. Davon betrifft ein Teil nur den äusseren Anblick der Haut, während andere Veränderungen sich auf die histologische Struktur erstrecken. Ich untersuchte die Umwandlung des Farbmusters (siehe S. 450), den Häutungsprozess und den Abbau der Leydig'schen Zellen.

Der Häutungsprozess. — Obschon der Häutungsprozess ein auffallendes Merkmal der Umwandlung ist, wurde ihm lange keine entsprechende Beachtung geschenkt. Wohl sahen mehrere Autoren

abgeworfene Hautschichten und fanden eine gewisse Gesetzmässigkeit im Auftreten der 1. Häutung; wie aber die auf die 1. Häutung folgenden Häutungen zeitlich erscheinen, wurde meines Wissens nie untersucht. THEIS (1932, S. 370) beschreibt sehr eingehend den Verhornungsprozess der Haut während der Umwandlung und diskutiert auch die diesbezügliche Literatur. Er spricht von der "Larvenhäutung", mit der im allgemeinen auch die "Metamorphose" beendet sei. Wie ungenau diese Ausdrucksweise von THEIS ist, wurde bei der Charakterisierung von Stadium 0 (S. 443) ersichtlich.

Die 1. Häutung tritt inmitten der Metamorphoseperiode ein. Aus diesem Grunde und weil innerhalb der Metamorphose noch weitere folgen, nenne ich alle Häutungen, die während dieser Periode sich abspielen, Metamorphosehäutungen und vermeide den Ausdruck "Larvenhäutung", der eine vollkommen falsche Vorstellung gibt.

Gegen Ende der Praemetamorphose verlieren die äussersten Epidermiszellen die Fähigkeit, sich zu teilen, und mit Beginn der Metamorphose setzt der Verhornungsprozess in den äussersten Epidermisschichten ein. Auf Stadium —1 ist die äusserste Epidermisschicht verhornt, und die darunter liegende Schicht steht inmitten des Verhornungsprozesses. Wie wir S. 444 gesehen haben, häutet sich die in der Umwandlung begriffene Larve in einem morphologisch festlegbaren Umwandlungszustand (1. Häutung = 1. Metamorphosehäutung: Stadium 0). Bis zum Ende der Umwandlung folgen noch 3 weitere Metamorphosehäutungen und zwar in folgenden Abständen:

Metamorphosehäutung	1:	Stadium	0
,,	2	,,	+1 bis +5 meist +2
,,	3	,,	+4 ,, +7
,,	4	,,	+7 ,, +11

Die Metamorphosehäutungen folgen sich also in einem Abstande von 2—4 Tagen. Mit Beginn der Postmetamorphose folgen weitere Häutungen in Intervallen von 4—5 Tagen und von Stadium +20 an in Intervallen von 5—8 Tagen. Interessant ist die Tatsache, dass die 1. Häutung in den meisten Fällen in einem morphologisch bestimmten Umwandlungsstadium erfolgt, während die folgenden

Häutungen stets grössere Schwankungsbereiche aufweisen. Weiterhin ist charakteristisch, dass der Abstand von einer Häutung zur nächsten mit der Entfernung von Stadium 0 bis ungefähr Stadium +25 zunimmt. Hunger vermag bis ungefähr zu Stadium +30 den normalen Schwankungsbereich der Häutungsintervalle nicht zu stören.

Die Häutung vollzieht sich in den meisten Fällen innerhalb kurzer Zeit. Die Häutungsdauer hängt ab von der Art der Loslösung der Hautschicht. Wird die Haut in einem Stück losgelöst, so beträgt die Häutungszeit einige Minuten; wird sie dagegen in kleinen Fetzen abgestreift, so können bis zur Beendigung des Vorgangs mehrere Stunden verstreichen. Bei der Häutung in einem Stück löst sich vorerst die verhornte Hautschicht in der Gegend der Kieferränder; durch das Vorwärtsschwimmen des Tieres und durch die Berührung mit festen Gegenständen stülpt sie sich nach hinten und wird so wie ein Handschuh umgestülpt. In vielen Fällen (besonders typisch für die Metamorphosehäutungen unter Wasser) schlüpft das Tier buchstäblich mit dem Kopfe voran aus der Haut, und höchstens die Schwanz- oder Extremitätenhaut wird wie ein Handschuh umgestülpt. Vollständig zusammenhängende Häute werden selten gefunden; meist zerreissen sie in der Kiemengegend oder an anderen empfindlichen Stellen, so dass die Haut in grösseren (2—3 Stücke) oder kleineren Stücken abfällt. Die Mehrzahl der jungen Salamander, denen Wasser zur Verfügung stand, häutete sich darin. Bei diesen waren die abgestreiften Häute, mit Ausnahme etwa des Schwanzes, meist handschuhartig umgelegt.

Gelegentlich können sich bereits einige Tage vor der 1. Häutung Hautpartien vor allem am Kopf oder auch am Rumpf loslösen. In all diesen Fällen ist irgend eine mechanische oder chemische Einwirkung auf die Haut der Larven- oder Praemetamorphosestadien für diese frühzeitige partielle Loslösung von Hautschichten verantwortlich zu machen (Narkose durch in Wasser gelösten Schwefeläther, Berühren mit der Hand oder Trocknen auf Fliesspapier zwecks Wägung der Tiere, etc.). Bei Larven, die aus irgend einem Grunde besonders lang bis zu ihrer Umwandlung brauchen, deren Färbung in den Landsalamander bereits im Wasser weit fortgeschritten ist und deren Körpermasse besonders gross sind, können sich mitunter kleinere Hautstückchen bereits ohne äussere Einflüsse kurz vor der 1. Häutung loslösen. Eine Verwechslung mit

der 1. Häutung ist ausgeschlossen, denn es werden stets nur wenige kleine Fetzen abgestreift.

Nach Jöhnk (1921) fressen die Urodelen in der Regel die abgestreifte Haut. Er hat zweimal Feuersalamander beim Verschlingen ihrer abgeworfenen Haut beobachtet. Auch andere Autoren berichten von solchen Beobachtungen.

In meinen Protokollen sind besonders bei den Postmetamorphosestadien öfters sehr lange Häutungsintervalle zu finden. Lange glaubte ich deshalb an den grossen Schwankungsbereich dieser Intervalle, bis ich schliesslich einen jungen Salamander beim Verschlingen der abgestreiften Haut sah. Einmal konnte ich sogar ein Tier auf Stadium 0 beobachten, wie es die 1. Metamorphosehaut im Wasser verschlang. Ein Experimentator darf deshalb nicht überrascht sein, wenn er gelegentlich vergeblich auf die 1. Häutung wartet. Bei einem solchen Falle darf er dann nicht bei der 2. Metamorphosehäutung einfach Stadium 0 setzen. Hier zeigt sich besonders eindrücklich die Bedeutung der stetigen Benützung der Hilfskriterien (Flossensaumverlauf, etc.) zur Festlegung von Stadium 0. Die folgenden drei Metamorphosehäute werden kaum gefressen, da während dieser Periode überhaupt keine Nahrung aufgenommen wird (S. 473).

Die Auffassung von Jöhnk, dass das Verzehren der Haut für das Wohlbefinden und die Gesunderhaltung der Tiere nötig ist, halte ich für falsch. Ich zog monatelang junge Salamander auf, ohne dass dieselben während dieser Zeit einmal die Haut gefressen hätten. Ausfallserscheinungen konnte ich in keinem Falle nachweisen. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass beim Abstreifen der Haut die Tiere eine Reizung verspüren und dadurch zusätzliche Bewegungen machen, welche die fast abgeworfene Haut ebenfalls ausführen muss. Erblickt nun das Tier dieses sich bewegende "Etwas", so schnappt es danach und erwischt die nun fast abgestreifte Haut als vermeintlichen Regenwurm.

Die Leydig'schen Zellen. — Die histologische Struktur der Haut ist charakterisiert durch die Anwesenheit sehr vieler Leydig'scher Zellen (L. Zellen). Sie werden bereits bei den Embryonen aus basalen Epidermiszellen gebildet. Während der Umwandlung erfahren sie, da sie offenbar für das Landleben keine Bedeutung mehr haben, eine vollständige Reduktion, bezw. sie werden nach der Ansicht mehrerer Autoren zu Epidermiszellen umgebaut und

werden teilweise nach aussen abgestossen. Theis (1932) beschäftigte sich eingehend mit dem Bau und der Reduktion der L. Zellen. In seiner Arbeit finden wir eine Besprechung der diesbezüglichen Literatur.

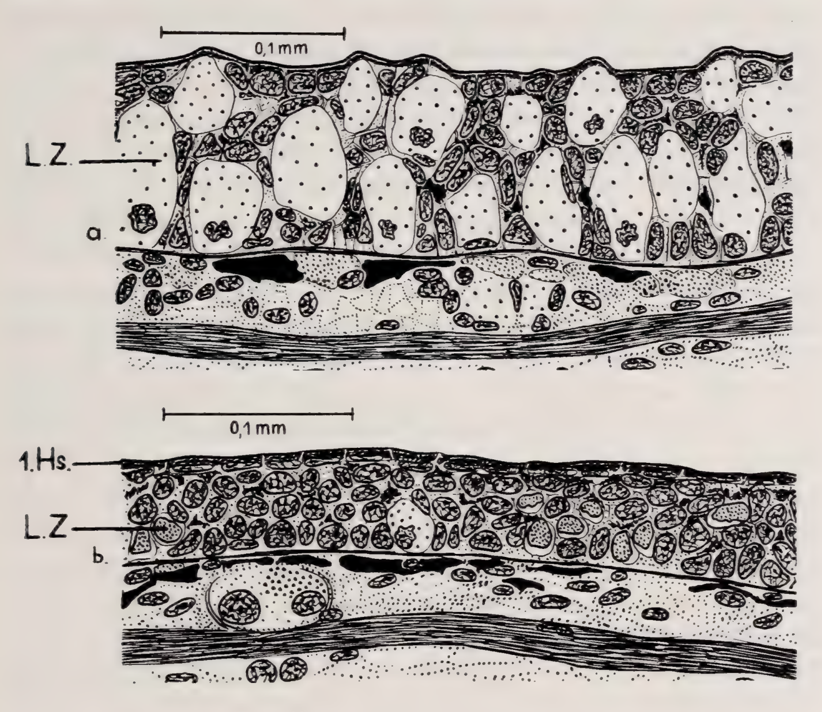


Abb. 24.

a) Struktur der Kopfhaut der Larve M 127 auf Stadium —10. Man beachte die grosse Zahl Leydigscher Zellen !

b) Struktur der Kopfhaut der Larve M 59 auf Stadium —1 (also bevor die 1. Häutung stattgefunden hat). Man beachte die nur noch geringe Zahl Leydigscher Zellen ! Der überwiegende Teil ist bereits in Epidermiszellen umgewandelt.

Die folgenden Beobachtungen machte ich an der Kopfhaut der verschiedenen Metamorphosestadien. Auf Stadium —5 besitzt die Haut noch vorwiegend larvale Struktur. Die Zahl der L. Zellen hat überhaupt nicht oder wenigstens nur unmerklich abgenommen. Mit dem Einsetzen der Metamorphose beginnt der Umbau der L. Zellen in normale Epidermiszellen sehr rasch fortzuschreiten. Am Tage der 1. Häutung sind auf Querschnitten nur noch spärlich L. Zellen zu finden. In den folgenden Tagen werden sie immer

seltener, bis sie schliesslich am Ende der Metamorphose verschwunden sind. Abbildung 24*a* gibt die Hautstruktur ungefähr von Stadium —10 wieder. Es könnte ebensogut diejenige von Stadium —6 bis —5 sein. Wir finden zwei Schichten L. Zellen, wobei die Aussenschicht direkt an die äusserste Epidermisschicht grenzt, welch letztere ja später verhornt und abgestossen wird. Abbildung 24*b* zeigt den Zustand der Haut des Tieres M 59 auf Stadium —1, also bevor die obere Zellschicht (1. Metamorphosehaut) abgestreift ist. Die Mehrzahl der L. Zellen hat sich bereits zu Epidermiszellen umgewandelt, und der Rest befindet sich auf dem Wege dazu. In der Kopfregion dieser Larve wurden also sämtliche L. Zellen zu Epidermiszellen umgebaut. Dennert (1924) fand ebenfalls keine Abstossung der L. Zellen. Theis (1932) bestätigt dagegen die Vermutung Pfitzner's, wonach die obersten L. Zellen abgestossen werden. Theis ist der Ansicht, dass diese Zellen nach der 1. Häutung herausfallen; er fand nämlich an Stellen, an denen sich die Zellen vor der Häutung befanden, kleine Einbuchtungen. Abbildung 28 (S. 394) soll diesen Vorgang veranschaulichen. Sie stellt einen Hautquerschnitt "vor der Häutung" dar mit L. Zellen, die dicht unter der Aussenschicht liegen. Diese Aussenschicht soll sich später loslösen; die L. Zellen grenzen dann direkt nach aussen und sollen aus der Delle, in der sie liegen, herausfallen. Dieser Vorgang scheint anhand der Zeichung sehr plausibel zu sein; in Wirklichkeit ist aber der Sachverhalt anders. Abbildung 28 stammt von der Haut einer "Larve" deren Photographie Abbildung 12 (S. 361) wiedergibt. Hier macht sich wieder der Mangel einer Stadienbeschreibung geltend. Die Aufnahme zeigt die Dorsalansicht des Tieres, wobei aber allein der Umriss deutlich in Erscheinung tritt. Auf Grund des Kopfumrisses und des Hautquerschnittes mit der noch kaum verhornten Aussenschicht darf angenommen werden, dass sich diese "Larve" ungefähr auf Stadium —5 bis —3 befand. Nach unseren Untersuchungen setzt aber der Umbau der L. Zellen auf diesem Stadium erst richtig ein. Es ist deshalb äusserst gewagt anzunehmen, dass die L. Zellen der Abbildung 28 zur Zeit der 1. Häutung noch vorhanden sein sollen. Meine Abbildung 24*b* zeigt einwandfrei, dass bereits vor der Abstossung jeglicher Haut sowohl die basalen als die apikalen L. Zellen zu Epidermiszellen umgewandelt werden können. Sollten L. Zellen trotzdem gelegentlich nach der Häutung herausfallen, so wird dies bei *S. sal.*

gewiss keine normale Erscheinung sein, da ja auf Stadium —1 bis 0 überhaupt die grösste Zahl auch der direkt unter der Aussenschicht liegenden L. Zellen bereits in Epidermiszellen umgewandelt ist.

Die Reduktion der L. Zellen charakterisiert die Periode von Stadium —5 bis 0 und könnte deshalb als Kriterium des Metamorphoseanfanges benützt werden. Opacki (1926) u.a. benützten auch bereits das Verschwinden der L. Zellen als Umwandlungskriterium. Dieses Kriterium gibt aber nicht den Beginn der Umwandlung wieder. Ebenfalls ist eine genauere Stadienfestlegung nicht möglich; denn die Reduktion erstreckt sich über 4—5 Tage und geht nicht einheitlich vor sich.

Nach Untersuchungen von Grant (1931/32*a*) an *Ambystoma opacum* wandern die L. Zellen an die Oberfläche und werden bei der Häutung mit abgeworfen. Bei *Ambystoma jeffersonianum* sind dagegen die L. Zellen zur Zeit der 1. Häutung verschwunden. Nach diesen Feststellungen scheinen sich also die L. Zellen der beiden Arten verschieden zu verhalten.

12. *Nahrungsaufnahme und Kotabgabe.*

Rusconi (1854) S. 55 konstatiert bei den Salamandern im Gegensatz zu den Anuren, wo die Kaulquappen mit Beginn der Umwandlung zu fressen aufhören, die Nahrungsaufnahme der Larven auch während ihrer Umwandlung. Er setzt dies mit den geringfügigen Veränderungen, die die Larven des Feuersalamanders und auch diejenigen aller anderen Salamander während der Umwandlung erfahren, in Beziehung.

Bei späteren Autoren findet diese Beobachtung keine Bestätigung mehr. Nach Uhlenhuth (1913), Kornfeld (1914), Marx (1929) u.a. schnappen die Larven während der Umwandlung nur noch träge nach dem Futter und nehmen öfters während langer Zeit keine Nahrung zu sich.

Die folgenden Beobachtungen machte ich an Larven, die ausschliesslich mit Tubifex ernährt wurden. Larven, die bei Futterüberfluss aufgezogen werden und ihre Nahrung stets selber im Wasser suchen müssen, hören meist mit Beginn der Metamorphose auf zu fressen, obschon sie im Metamorphosestadium —5 bis 0 im Stande sind, Tubifex zu fressen. Dagegen konnten Tiere, welche einige Tage hungerten und auf Stadium 0 Tubifex vor die Schnauze gelegt erhielten, öfters bei der Nahrungsaufnahme

beobachtet werden. Veränderungen innerhalb der Kiemenspaltenlamellen hatten auf diesem Stadium zur Folge, dass einzelne Exemplare von Tubifex bei den Kiemenspalten heraustraten (vergl. S. 462). Auf Stadium +1 sind die Tiere nicht mehr zu bewegen, Nahrung aufzunehmen. Sie verhalten sich den vorgehaltenen Tubifex gegenüber vollkommen passiv oder fliehen, während andere zu schnappen versuchen, aber keine erwischen. In drei Fällen wurde noch nach der 1. Häutung im Wasser Tubifex gefressen: M 12 auf Stadium +2, M 29 auf Stadium +2 und M 22 auf Stadium +4. Gegen Ende der Metamorphose beginnen die jungen Salamander an Land Nahrung aufzunehmen. Die Wiederkehr der Fresslust oder der Beginn der Nahrungsaufnahme der umgewandelten Salamander ist individuell stark verschieden. M 34 begann auf Stadium +7, M 30 auf Stadium +8, M 22 auf Stadium +9 Tubifex zu fressen. Dies sind aber Ausnahmen. Die Grosszahl der jungen Salamander beginnt erst von Stadium +10 an zu fressen. Die Hungerperiode dauert also eigentlich von Stadium 0 bis Stadium +10. Die Mehrzahl der Tiere nimmt aber schon v o r Stadium 0 keine Nahrung mehr auf und beginnt auch meist n a c h Stadium +10 von neuem zu fressen.

Bei der Kotabgabe während der Umwandlung konnte keine Gesetzmässigkeit festgestellt werden. Bemerkenswert ist vielleicht, dass der Kot der Larven wie auch derjenige der in Umwandlung begriffenen und der umgewandelten Tiere von einer Haut umgeben, also in einem Sack eingeschlossen ist.

13. *Sauerstoffaufnahme und das "An Land Gehen"*.

Während der Larvenzeit und der Praemetamorphose, ebenso zu Beginn der Metamorphose wird den Tieren die Sauerstoffaufnahme durch zwei Atemmechanismen ermöglicht:

a) G a s a u s t a u s c h d u r c h d i e K ö r p e r o b e r f l ä c h e (einschliesslich Kiemen). — Dass die Kiemen für das Leben im Wasser nicht absolut notwendig sind, zeigen die Amputationsversuche zwecks Regeneration von FISCHEL (von VILAS zitiert) und besonders diejenigen von VILAS (1929). Larven ohne jegliche Kiemenanhänge sind lebensfähig. Bei solchen Tieren wird nach VILAS der Sauerstoff-Bedarf durch die übrige Körperoberfläche gedeckt. Sie fand aber trotz der Mehrbelastung der Haut in ihr keine histologischen Veränderungen; auch in Bezug

auf die Blutgefässe der Haut konnten keine Verschiedenheiten zwischen den operierten und den normalen Vergleichstieren festgestellt werden. VILAS berücksichtigte bei ihren Untersuchungen merkwürdigerweise das Verhalten des zweiten, ebenso wichtigen Atemmechanismus nicht.

b) Buccopharyngealatmung (Gasaustausch durch die Mundschleimhaut und die Kiemenspaltenwände). — Durch Senken des Mundbodens wird durch die Nasenlöcher und öfters auch zwischen den Kieferleisten Wasser in die Mundhöhle eingesogen. Durch darauffolgendes Heben des Mundbodens und durch den "Kiemenschlag" wird der grösste Teil des Wassers durch die Kiemenspalten herausgepresst, während ein Teil, besonders in den letzten Tagen des Wasserlebens, durch die Mundöffnung entweicht.

Die Larven steigen während ihrer ganzen Entwicklungszeit öfters an die Wasseroberfläche und geben durch den Mund Gas ab, welches meist in Form von kleinen Gasblasen an der Wasseroberfläche sichtbar wird. Schon RUSCONI (1854) machte diese Beobachtung, und er betrachtet das Gas als ein Ausscheidungsprodukt der Lungen, ähnlich demjenigen, welches von der Schwimmblase der Fische ausgeschieden wird. Da solche Gasblasen während der Praemetamorphose häufiger angetroffen werden, muss auf eine stärkere Gasausscheidung während dieser Periode geschlossen werden. UHLENHUTH (1913), DENNERT (1924) u. a. betrachten neben anderen Erscheinungen das Schweben der Larven an der Wasseroberfläche als Zeichen der nahenden Umwandlung. Nach meinen Beobachtungen eignet sich dieses Merkmal nicht besonders gut zur Bestimmung des Eintrittes der Praemetamorphose oder Metamorphose; denn es können sich auch jüngere Larven längere Zeit an der Wasseroberfläche aufhalten.

Mit dem Grösserwerden der Larven vermehren sich die Epidermisschichten. Der Gasaustausch auf der Bauch-, Rücken- und Schwanzfläche nimmt ab. Diese Abnahme wird aber in der Larvenperiode weitgehend kompensiert durch die Vergrösserung der Kiemen. In den Praemetamorphosestadien und vor allem in den noch im Wasser verbrachten Metamorphosestadien nimmt ausserdem die Buccopharyngealatmung an Intensität zu. Die Frequenz der Mundbodenbewegungen wird gesteigert, und die Rolle des Mundes gewinnt beim Ein- und Ausströmen des Wassers an Bedeutung. Die Mundschleimhaut betätigt sich zur Zeit der Verhornung

der äussersten Epidermisschichten und zur Zeit der plötzlichen Reduktion der Kiemenästchen (Stad. 0 bis +2) als hauptsächlichster Sauerstoff-Übermittler. In den letzten Tagen des Wasserlebens (Stad. —3 bis +1) bewegt sich die Kehlregion bei einigen Tieren 40—60 mal in der Minute auf und ab ("Atemfrequenz" 40—60 p/min).

Als Grund für das "An Land Gehen" der Salamanderlarven wurden von mehreren Autoren Einzelfaktoren als wesentlich angeführt. Nach SCHAPER (1902) soll während der Metamorphose der Sauerstoffmangel die Tiere an Land treiben, wobei dann der Sauerstoffbedarf durch die nun einsetzende Lungenatmung gedeckt wird. DENNERT (1924) glaubt dagegen, dass der Beginn der Lungenatmung die Tiere veranlasse, just vor der Umwandlung öfters an die Wasseroberfläche hinauf zu schwimmen und so den Schritt Wasser—Land schliesslich ermögliche.

Auf Grund meiner Beobachtungen und fortschreitender Kenntnis der Umwandlungsvorgänge komme ich zum Schluss, dass die Phänomene, welche das "An Land Gehen" bewirken, komplexer Natur sind, und dass nicht Einzelfaktoren allein diese Umstellung hervorrufen. Wie vereinbart sich z. B. die Hypothese von SCHAPER mit meiner Beobachtung, wo eine Larve mit voll ausgebildeten Kiemenbüscheln auf Stadium —2 ans Land stieg ?

Der Zeitpunkt des "An Land Gehens" ist Schwankungen unterworfen. Viele Tiere verliessen das Wasser auf Stadium +1 und +2, während andere diesen Schritt erst auf Stadium +3 bis +4 "wagten". Die kleinere Anzahl der beobachteten Tiere stieg bereits auf Stadium 0, und M 134, M 139 und M 143 sogar auf Stadium —1 an Land. M 134 hatte schon auf Stadium —2 den Kopf und den halben Rumpf kurze Zeit an Land. Die Zeit, in der die Tiere "an Land gehen" schwankt also innerhalb 4—5 Tagen. Aus dieser Tatsache ist erklärlich, weshalb KORNFELD (1914), UHLENHUTH (1913) und DENNERT (1924), welche bei ihren Untersuchungen das "An Land Gehen" der Larven als feste Marke benutzten, so grosse Schwankungsbereiche der auf diese Marke bezogenen Umwandlungsmerkmale feststellten.

Die Gründe, warum die Tiere zu so verschiedenen Zeiten (ca. Stad. —1 bis Stad. +4) ans Land steigen sind mannigfach. Ich will im Folgenden nur auf drei Hauptgruppen näher eingehen:

a) Die Mehrzahl der Tiere auf Stadium —1 oder 0 ist an Land noch gar nicht im Stande den Körper mit den Beinen zu heben, und das vollständige Verlassen des Wassers ist ihr, auch wenn alle anderen Bedingungen erfüllt sind, nicht möglich. 1—2 Tage nach der 1. Häutung sind die Beine etc. erstarkt, und gleichzeitig ist das Tier durch den grossen Gewichtsverlust (siehe S. 466) leichter geworden, so dass in dieser Beziehung dem Betreten des Festlandes kein Hindernis mehr im Wege steht.

b) Die Lungenatmung setzt meist erst auf Stadium 0 bis +1 ein. Larven, die früher mit dem Kopf und mit dem Vorderteil ihres Körpers über den Wasserspiegel ragen, werden in der Mehrzahl der Fälle nach wenigen Minuten wieder unter Wasser angetroffen. Der Mechanismus zur Luftatmung ist eben noch nicht in Tätigkeit; die betreffenden Larven "versuchten" zu früh, das Wasser zu verlassen. Der Beginn der Lungenatmung bei einem Tier, das im richtigen Momente aus dem Wasser steigt, lässt sich kurz wie folgt beschreiben: Die Kehle bläht sich auf, und durch plötzliches Oeffnen des Mundes entsteht ein Geräusch. Diese Blähungen wiederholen sich, bis die eigentlichen Atembewegungen der Kehlregion, vorerst noch unregelmässig, dann regelmässig einsetzen.

c) Durch die fortschreitende Verhornung der Epidermis, durch den Verschluss der Kiemenspalten und die schliesslich vollständige Resorption der Kiemen während der Metamorphose wird die respiratorische Bedeutung dieser Organe immer geringer. Die verstärkte buccopharyngeale Atmung vermag trotz ihrer Intensivierung manchmal schon von Stadium +3 an den nötigen Sauerstoff nicht mehr zu liefern, so dass Tiere, die aus irgend einem Grunde das Wasser nicht verlassen können, ersticken. Verschiedentlich fand ich Tiere, bei denen höchst wahrscheinlich die Lungenatmung nicht im richtigen Momente einsetzte, auf Stadium +2 bis +5 tot im Wasser. Oedeme (Versagen der Osmoregulation) waren gelegentlich während der Metamorphose ebenfalls die Todesursache (vergl. Marx 1935, S. 257), doch liessen sich letztere Fälle leicht von den ersteren unterscheiden.

Wir sehen also, dass eine grosse Anzahl Prozesse innerhalb kurzer Zeit aufeinander folgen oder nebeneinander abrollen müssen, damit der bedeutungsvolle Schritt des Mediumwechsels ermöglicht wird. Der Schwankungsbereich lehrt uns aber, dass den einzelnen

Faktoren ein gewisser "Spielraum" eingeräumt ist, innerhalb dessen das "An Land Gehen" immer noch gelingt. Bei *S. sal.* konnten wohl Unterschiede von 4—5 Tagen festgestellt werden; doch zeichnet sich diese Art bei normalen Aufzuchtbedingungen durch einen harmonischen Ablauf dieser aufs engste miteinander verketteten Prozesse aus, und die Tiere verlassen meist auf Stadium +1 bis +2 das Wasser.

Metamorphose- und junge Postmetamorphosestadien, die ans Luftleben angepasst waren, kehrten öfters für kurze Zeit ins Wasser zurück (meine Zuchtbedingungen werden vor allem dazu beigetragen haben; junge Feuersalamander tun dies im Freien wohl kaum). Solche Tiere decken ihren Sauerstoffbedarf während ihres kurzen Wasseraufenthaltes meist mit Hilfe der Buccopharyngealatmung, indem sie durch Heben und Senken des Mundbodens Wasser durch den Mund ein- und ausströmen lassen. Hatten sich aber die jungen Salamander schon mehrere Tage an Land aufgehalten, so kam die Buccopharyngealatmung meist nicht mehr in Gang, und nach kurzer Zeit verliessen sie das Wasser.

d) *DER EINFLUSS VON MILIEUVERÄNDERUNGEN AUF DEN ABLAUF DER UMWANDLUNG.*

1. *"Wasserentzug" während der Praemetamorphose.*

"Nahezu erwachsene Larven", die auf normale Weise in Wasser aufgezogen wurden und deren Kiemen sich noch in voller Tätigkeit befinden, ertragen es, wie Versuche von Kammerer (1904) und anderen Autoren ergeben haben, ohne Schaden, wenn man sie aus dem Wasser direkt in feuchtes Moos überträgt. Kammerer ist der Ansicht, dass bei solchen Larven die Lungenatmung frühzeitiger einsetzt.

Die Kontrolle dieser Versuche mit Praemetamorphosestadien (Stad. —8 bis —5) ergab folgendes Bild: Salamander können bereits auf diesem Entwicklungsstadium ohne Schaden an Land gebracht werden; doch muss die Umgebung sehr feucht gehalten werden. Der Ablauf der Umwandlung vollzieht sich bei diesen Larven normal. Die Lungenatmung kommt wie bei den Wassertieren ungefähr auf Stadium 0 in Gang. Eine Beschleunigung im Eintritt der Lungenatmung konnte nicht festgestellt werden. Bis

zum Einsetzen der Lungenatmung findet der Gasaustausch vor allem durch die Körperoberfläche statt. Ein Wasserhäutchen, welches in diesem feuchten Milieu die Tiere stets umgibt, vermittelt den Übertritt des Sauerstoffs, indem es die Vertrocknung der Haut verhindert. Die Kiemenästchen sind infolge Kapillarwirkung dicht an die Körperhaut angeschlossen; die Kiemenspalten sind meist geschlossen und verunmöglichen die eigentliche Buccopharyngealatmung. Blosse Kehlbewegungen sind aber mitunter sichtbar. Die Häutungen verlaufen normal.

2. *"Festlandentzug" während der Metamorphose.*

Schon Rusconi (1854) machte die Beobachtung, dass die Larven, die er verhinderte während der Umwandlung "an Land zu gehen", starben.

Meine Versuche bestätigen diese Beobachtung. Wird den Tieren verunmöglicht, das Wasser zu verlassen, so tritt meist unweigerlich ungefähr 3—5 Tage nach der 1. Häutung der Tod ein. Auf Stadium +2 bis +3 sind die Kiemenästchen zu Höckerchen reduziert, und die beiden äussersten Epidermisschichten sind verhornt, so dass der Gasaustausch hauptsächlich mit Hilfe der Buccopharyngealatmung vor sich geht. "Luftschnappen" an der Wasseroberfläche können sowohl die Larven- und Umwandlungsstadien als auch die umgewandelten Salamander nicht. Wahrscheinlich durch die Veränderung der Mundschleimhaut oder andere Faktoren kann schliesslich der O_2-Bedarf nicht mehr gedeckt werden, so dass der Tod infolge Sauerstoffmangel eintritt.

Der frühe oder späte Eintritt des Todes hängt vor allem von der Grösse des Tieres und von der Wassertemperatur ab. Larven, die ich durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz zur frühzeitigen Umwandlung veranlasste, konnten meist lange Zeit nach ihrer Verwandlung noch im Wasser leben. Die geringe Grösse und die deshalb relativ grosse Körperoberfläche sowie die geringe Zahl von Epidermisschichten ermöglichen es diesen Tieren, auch nach der Umwandlung im Wasser zu verbleiben. Larven, die bei 25°—29° C gehalten werden, sterben bereits auf Stadium 0 bis +1. Ein Aufenthalt der Larven in Temperaturen von 9°—10° C oder tiefer hat trotz Umwandlung der Tiere kein Ableben derselben zur Folge. Der Stoffumsatz bei solch tiefen Temperaturen ist gering, was sich natürlich in einem geringen O_2-Bedürfnis geltend

macht. Dazu besitzt Wasser von tiefer Temperatur einen höheren Sauerstoffgehalt als Wasser von hoher Temperatur, was die O_2-Aufnahme in tiefen Temperaturen begünstigt.

Werden umgewandelte Salamander ins Wasser zurückgebracht, so sterben sie infolge Sauerstoffmangel meist schon nach wenigen Stunden. Der junge Salamander M 150 von 53 mm Länge machte eine Ausnahme. Ich hielt ihn mehrere Tage von Stadium +34 an unter Wasser. Der Gasaustausch durch die Körperoberfläche und vor allem die Buccopharyngealatmung lieferten den erforderlichen Sauerstoff. Künstlich im Wasser zurückgehaltene junge Salamander sind nicht zu einer normalen Nahrungsaufnahme zu bewegen. Entweder fressen sie überhaupt nicht oder fressen nur selten einzelne Exemplare von Tubifex, so dass sie schliesslich eingehen.

3. *Einfluss des Futterentzuges bei Larvenstadien von 51 mm Länge auf den Umwandlungsprozess.*

Zwei Larven von 51 mm Länge wurde das Futter entzogen. M 80 zeigte nach wenigen Tagen "Kloakenmodellierung" (siehe S. 446) und erreichte 20 Tage nach Versuchsbeginn Stadium 0. Dieses Tier war auf Stadium —5 sehr mager. Sämtliche Praemetamorphose- und Metamorphosestadien wurden in normalen Zeiten und mit Ausnahme der Färbung ohne Verschiebung der einzelnen Resorptionsprozesse durchlaufen. Einzelne Resorptionsprozesse erfuhren allerdings eine Verkürzung. Der Flossensaum war bereits auf Stadium +3 resorbiert, und ebenso war die Parotisgegend auf Stadium +4 vollkommen eingedellt. Die Metamorphosehäutungen verliefen geradezu schematisch dem Normaltyp entsprechend (0, +2, +7, +9). Einzig die Färbung als deutlich wahrnehmbares Merkmal hinkte nach, indem auf Stadium +10 der Rücken noch nicht die Salamanderzeichnung aufwies und der Bauch nur schwach berusst war.

M 81 erreichte nach 26 Tagen Stadium 0 und verhielt sich im Gesamten wie M 80.

Von einem gewissen Larvenstadium an sind also die Larven im Stande, sich trotz Hunger umzuwandeln. Dieses Grenzstadium wurde nicht bestimmt; wahrscheinlich wird es aber individuell stark schwanken. Sicher ist aber die Tatsache, dass Larven von 51 mm und mehr sich ohne weitere Zufuhr von Nahrung umwandeln können, ohne dass dabei der Verlauf der Praemetamorphose oder

Metamorphose (mit Ausnahme der Färbung) gestört wird. Die Verkürzung einzelner Resorptionsprozesse (Flossensaum, Verschluss der Kiemenspalten) wird auf die bereits vor der Metamorphose zehrende Einwirkung des Hungerns auf verschiedene Gewebe zurückzuführen sein.

4. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 24°—30° C.*

Der Ablauf der Abbau- und Aufbauprozesse wird verglichen mit demjenigen der Larven bei 20° C beschleunigt. Zwei Larven, die auf Stadium —6 und —7 in Wasser von 29° C gebracht wurden, erreichten Stadium 0 bereits nach 4 bezw. 6 Tagen. Weil diesen Tieren aus Versehen das "An Land Gehen" nicht ermöglicht wurde, starben sie am Häutungstage. Larven, die ich ungefähr auf Stadium —10 und —5 in Wasser von 24°—25° C brachte, erreichten durchschnittlich Stadium 0 in 7 und 4 Tagen. Larve M 87 machte eine Ausnahme, indem dieselbe ungefähr auf Stadium —8 in diese Temperatur gebracht wurde und bis zum Stadium 0 11 Tage brauchte. Bei zwei Larven entsprach der Resorptionsgrad des dorsalen Flossensaumes am Tage der 1. Häutung demjenigen von Stadium +1. Die Zeit von Stadium 0 bis zum Ende der Metamorphose wird um 1—2 Tage abgekürzt. Die Versuche zeigen die Beschleunigung der Umwandlung, aber auch die Tatsache, dass die Van t'Hoffsche Temperaturregel für die verschiedenen Prozesse der Umwandlung bei Temperaturen über 25° C nicht gilt und zwar wohl infolge der Stenothermie der Salamanderlarven.

5. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 14°—15° C.*

Praemetamorphosestadien brauchen, verglichen mit Larven bei 20° C, die doppelte Zeit bis zur Erreichung von Stadium —5. Ist dagegen Stadium —5 erreicht, so geht der weitere Abbau rascher vor sich. Ebenso weisen die weiteren Veränderungen von Stadium 0 an eine Verzögerung auf, die aber niemals die doppelte Zeit ausmacht.

Interessant is bei diesen Versuchen der Befund, dass die Praemetamorphosestadien —15 bis ca. —7 eine grössere Verzögerung erleiden als die Metamorphosestadien, welch letztere eine Beschleunigung nach der Van t'Hoffschen Regel erfahren.

6. *Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 9°—10° C.*

Nicht nur tritt die Umwandlung der Larven bei einer Temperatur von 9°—10° C verglichen mit bei 20° C gehaltenen Tieren bedeutend später ein; auch der zeitliche Ablauf der Resorptions- und Aufbauprozesse während der Umwandlung geht beträchtlich langsamer vor sich. Praemetamorphosestadien (—15 bis ca. —7) brauchen bis zum Erreichen von Stadium —5 die drei- bis mehrfache Zeit. Ist dagegen einmal Stadium —5 bis —4 erreicht, oder werden die Tiere erst auf diesem Stadium in die niedere Temperatur gebracht, so brauchen sie ungefähr die doppelte Zeit bis Stadium 0, entsprechend der Van t'Hoffschen Regel. Die Häutungen verlaufen normal, der zeitliche Abstand von Häutung zu Häutung ist ebenfalls verdoppelt. Um auch nach der 1. Häutung in der gleichen Temperatur den weiteren Verlauf der Resorptionsprozesse zu untersuchen, mussten die Tiere im Wasser zurückgehalten werden, da die Lufttemperatur im betreffenden Raume bis gegen 20° C stieg. Bei Temperaturen um 10° C und tiefer sind die Tiere auch nach der Umwandlung im Wasser lebensfähig. Die Nahrungsaufnahme unter Wasser ist aber gestört; denn die jungen Salamander sind nur auf dem Festlande im Stande, Nahrung in beträchtlicher Menge zu fressen.

Es zeigte sich, dass auch die weiteren Abbauprozesse nach der 1. Häutung eine doppelte bis mehrfache Verzögerung erfahren. Die Zeitdauer der Kiemenästchenreduktion ist verdoppelt, während die Kiemenstämme ungefähr einen Monat nach der 1. Häutung verschwinden. Aehnlich verhält es sich mit den Kiemenspalten. Diese sind auf Stadium +8 bis +10 stark kollabiert. Drei Wochen nach Stadium 0 sind aber die distalen, kaudalen Kiemenplatten unterhalb der Stummel der Kiemenstämme noch sichtbar und heben sich infolge ihrer starken Blutversorgung durch schwache Rotfärbung ab. Diese Reste der Kiemenplatten tragen wahrscheinlich zum Teil zum Gasaustausch bei.

Allgemein kann gesagt werden, dass bei den verschiedenen Prozessen der Umwandlung, die ich in früheren Abschnitten durch Messungen in Kurvenform darzustellen versuchte, sich bei Temperaturen von ungefähr 20°—10° C stets der gerade Teil der Kurven nach der Van t'Hoffschen Regel verhält, während die gekrümmten Kurvenanfänge und Kurvenenden eine grössere Verzögerung erfahren.

7. Der Ablauf der Umwandlung bei Temperaturen von 0°—5° C.

Sämtliche Versuchstiere nahmen bei diesen Temperaturen keine Nahrung auf. Die Larven blieben auf ihrem Entwicklungszustande. Ebenso wurde die Praemetamorphose (—15 bis ca. —7) unterbrochen, wenn ich Tiere auf einem dieser Stadien in Wasser von 0°—5° C versetzte. Tiere, die auf Stadium —5 bis 0 in diese tiefen Temperaturen gebracht wurden, zeigten wohl einen gewissen Stillstand der Resorptionsprozesse; im Laufe von 2 Monaten wiesen aber alle Tiere einen deutlichen Fortschritt ihres Metamorphosegrades auf. Der Flossensaum der Stadien —5 erreichte z.B. den Resorptionsgrad von Stadium 0, und die Haut löste sich flockenartig vom Körper. Larven, die ich im Stadium 0 in Temperaturen von 0°—5° C brachte, zeigten bereits nach 3 Wochen eine Flossensaumreduktion, welche ungefähr Stadium +3 entsprach. Bei keinem der Tiere kam es jedoch zum Verschluss der Kiemenspalten, dagegen hatten alle anderen Merkmale einen der Flossensaumreduktion entsprechenden Entwicklungsgrad. Auch die Färbung verhielt sich den erreichten Stadien entsprechend. Es stellte sich nun die Frage, ob dieses sehr langsame Fortschreiten der Abbau- und Aufbauprozesse der Metamorphosestadien für die Temperaturen von 0°—5° C typisch ist. Vermehrte Temperaturkontrollen zeigten, dass der Gefrierschrank im Laufe der Dauer der Experimente öfters, allerdings nur für einige Stunden, die Temperatur von 5° C überschritt, so dass ich vorübergehend Wassertemperaturen bis zu 8° C messen konnte. Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob wirklich diese stets nur einige Stunden andauernde Temperaturerhöhung für die Weiterentwicklung der Tiere verantwortlich gemacht werden muss. Zu diesem Zwecke brachte ich Tiere in den beiden Stadien —5 und 0 vorübergehend für wenige Wochen in Wasser von 0°—5° C. Wurden die Tiere wiederum in Temperaturen von 20° C gebracht, so setzte ohne Unterbruch die Weiterentwicklung ein, als wären diese Tiere überhaupt nicht in diesen tiefen Temperaturen gewesen. Alle Stadien wurden in normalen Zeiten durchschritten.

Die Versuche lassen den Schluss zu, dass die Weiterentwicklung der Tiere durch die vorübergehenden, wiederholten Temperaturerhöhungen veranlasst wurde, und dass also auch die Metamorphosestadien in Wasser von 0°—5° C auf ihrem Entwicklungszustande verblieben wären.

II. TEIL.

DIE ENTWICKLUNG DER SCHILDDRÜSE UND IHR VERHALTEN WÄHREND DER EMBRYONALPERIODE, DER LARVENPERIODE UND DER UMWANDLUNG.

A. Literaturübersicht (Entwicklung der Schilddrüse bei den Urodelen).

MAURER (1888) beschrieb als erster die Entwicklung der Schilddrüse bei den Urodelen. Nach ihm bildet sie sich bei *Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis* (Axolotl) aus einer soliden Epithelknospe, welche sich von der ventralen Schlundwand "in der Gegend der 2. Schlundfalte" (nach den späteren Autoren entsteht sie aber in der Gegend der 1. Schlundfalte) in die vordere Teilungsgabel des Herzschlauches erstreckt. In den folgenden Jahren, bis in die neueste Zeit, wurden von verschiedenen Autoren weitere Vertreter der Urodelen auf die Schilddrüsenentwicklung hin untersucht. PLATT (1896): *Necturus;* LIVINI (1902): *Salamandrina perspicillata;* MUTHMAN (1904): *Triton alpestris* und *Axolotl;* (MARCUS (1908): *Hypogeophis*); EYCLESHYMER und WILSON (1910): *Necturus maculatus;* BALDWIN (1918): *Ambystoma punctatum;* GLAESNER (1925): *Triton vulgaris;* SHUMWAY und SANDERS (1928): *Necturus.*

In neuester Zeit untersuchte SANDERS (1935) je einen Vertreter der Perennibranchiaten *(Necturus)*, der Derotremen *(Cryptobranchus)*, der Salamandrinen *(Ambystoma)* und der lungenlosen Salamander *(Eurycea)*. Er bespricht die bis zu diesem Zeitpunkte vorhandene Literatur und vergleicht den Entwicklungsmodus der Schilddrüse bei diesen vier Urodelengruppen. Die Entwicklung der Schilddrüse erwies sich bei allen, entgegen einigen bisherigen Berichten, als weitgehend übereinstimmend. Nur im zeitlichen Ablaufe der Entwicklungsvorgänge sind bedeutende Verschiedenheiten festzustellen (siehe SANDERS S. 602), die wahrscheinlich zum grössten Teil auf den verschiedenen Dottergehalt der Eier zurückzuführen sind.

Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen von SANDERS liess sich vermuten, dass die Entwicklung der Schilddrüse bei

Salamandra salamandra Linnaeus gleich ablaufe wie bei den übrigen Urodelen. Nach Marcus 1908 scheint die Entwicklung der Schilddrüse bei den Gymnophionen *(Hypogeophis)* von derjenigen der übrigen Urodelen und übrigens auch derjenigen der Anuren etwas abzuweichen, indem die Schilddrüse bei *Hypogeophis* aus der ventralen Schlundwand als hohler Schlauch nach hinten auswächst und sich vom Mundboden abschnürt. Das Lumen bleibt nach der Abschnürung noch längere Zeit erhalten.

B. Embryonalperiode.

Im Sommer 1935 und vor allem im regnerischen Sommer 1936 erhielt ich aus der Gegend um Reigoldswil eine genügende Zahl Salamanderweibchen, und es gelang mir, auf operativem Wege fast lückenlose Embryonenserien zu erhalten. Deshalb war es mir möglich, die verschiedenen Phasen der Schilddrüsenentwicklung genau zu verfolgen. Die Schilddrüse von *S. sal.* ist bis jetzt noch nicht beschrieben; sie entwickelt sich aber auf die für die Urodelen von Sanders (1935) beschriebene typische Weise.

Da die einzelnen Phasen beim Feuersalamander besonders klar, geradezu schematisch durchschritten werden und Abbildungen der Schilddrüsenentwicklung nur für einzelne Etappen in der Literatur vorhanden sind, gebe ich im Folgenden eine kurze Beschreibung der markanten Entwicklungsschritte dieses Organs. Rekonstruktionen und Abbildungen von Sagittalschnitten sollen zur Klarheit beitragen.

1. *Salamandraembryo: Stadium 1 (Länge ca. 6,2—6,5 mm).*

Dies ist das jüngste von mir untersuchte Stadium (siehe Abb. 1). Die ventrale, mit Dotter beladene Schlundwand zeigt mit Ausnahme einer von der Mundplatte bis auf die Höhe der Herzanlage sich hinziehenden, lumenwärts gerichteten, schwachen Rinne noch keine besondere Differenzierung. Das Schlundepithel ist deutlich einschichtig. Die spätere ungefähre Lage der Kiemenspalten ist durch den Dotterreichtum hintereinander angeordneter Zonen in der Gegend der seitlichen und ventralen Schlundwand angedeutet. Die Herzanlage ist deutlich sichtbar und erstreckt sich bis unter den Pharynxboden. Abb. 25 gibt den Sagittalschnitt durch den

Kopf eines Embryos von ungefähr 6,3 mm Länge wieder. Die Mundplatte besteht aus einer dünnen, ektodermalen, zweischichtigen Platte (Deckschicht und Sinnesschicht) und dem pfropfartigen entodermalen Anteil. Oralwärts vom Perikard und diesem anliegend verläuft der Medianlinie entlang eine nach unten gerichtete, leistenartige Verdickung des Schlundbodens, die gegen die Mundplatte zu ausläuft. Ausser dieser medianen Verdickung des Entoderms,

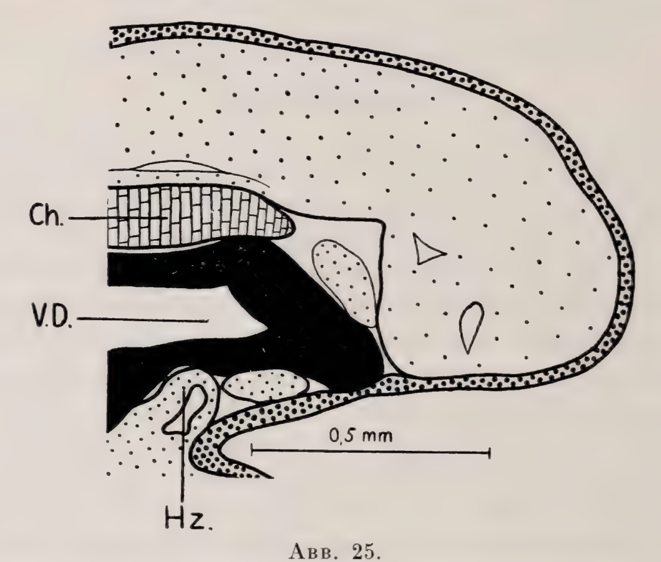


Abb. 25.
Sagittalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *S. sal.*
(Länge: 6,3 mm)

die in der Gegend des Perikards ihr Maximum erreicht, ist noch keine Andeutung der beginnenden Schilddrüsenentwicklung zu finden.

2. *Salamandraembryo: Stadium 2 (Länge 6,7—8,5 mm).*

Das Lumen des Pharynx hat sich gegenüber Stadium 1 merklich erweitert (Abb. 26). Die Herzanlage weist einen höheren Differenzierungsgrad auf. Die Mundplatte (Rachenhaut) besteht bei den grösseren dieser Embryonen ausser dem pfropfartigen entodermalen Anteile noch aus der oberen Ektodermschicht (Deckschicht). Die der ektodermalen Deckschicht innen anliegende ektodermale Sinnesschicht zeigt in der Region der Mundplatte

bedeutende Veränderungen. Cephal von der Rachenhaut ist sie zwischen Entoderm und Vorderhirn eingewachsen und bildet später den Vorder- und Mittellappen der Hypophyse. Kaudal und vor allem seitlich von der Rachenhaut schiebt sich die Sinnesschicht ebenfalls einwärts und zwar zwischen das Entoderm des Mundbodens und das viscerale Mesoderm. Die Sinnesschicht bildet den für die Urodelen typischen Ektoderm-Kragen (ectodermal

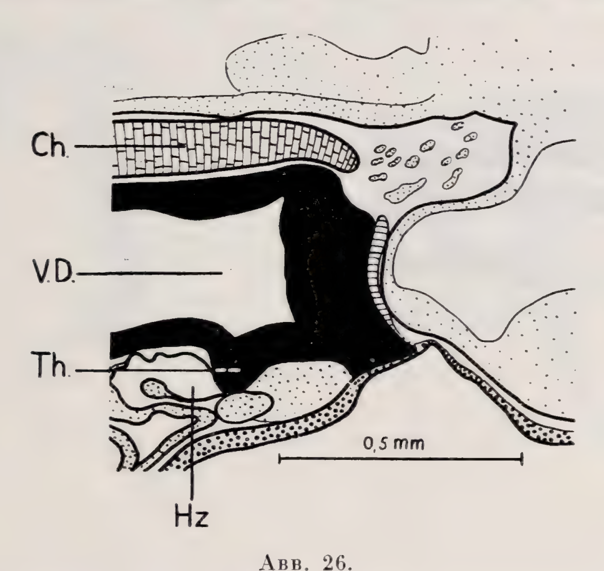


Abb. 26.
Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 6,7 mm).

collar). Nach eingehenden histologischen und experimentellen Untersuchungen von Reisinger (1933) reicht dieser Ektoderm-Kragen nicht bis zur Schilddrüsenanlage. Demnach ist die Schilddrüse entodermaler und nicht ektodermaler Herkunft, wie E. Marcus (siehe Reisinger) anhand der einwachsenden Sinnesschicht glaubte nachweisen zu können. — Der Schlundboden zeigt ebenfalls charakteristische Veränderungen. Im vorderen Teile des Pharynxbodens verläuft in der Gegend der sich bildenden 1. Kiementaschen eine Querfurche, welche wahrscheinlich durch die Aufwölbung des über dem Herzen gelegenen Schlundbodens und der auf diesem Stadium beginnenden Ausbildung der vordersten Schlundtaschen, oder auch durch das Vordringen der ektodermalen Sinnesschicht

entstanden sein mag. Die in der Medianlinie liegende Leiste des Schlundbodens bildet wahrscheinlich zum Teil infolge dieser Querrinnenbildung einen soliden, knospenartigen Auswuchs, welcher anfänglich nur kurz und kaudalwärts nach hinten unten gerichtet ist und das Perikard berührt. Diese Knospe — die Anlage der Schilddrüse — liegt unterhalb der Mitte der Querfurche und wird

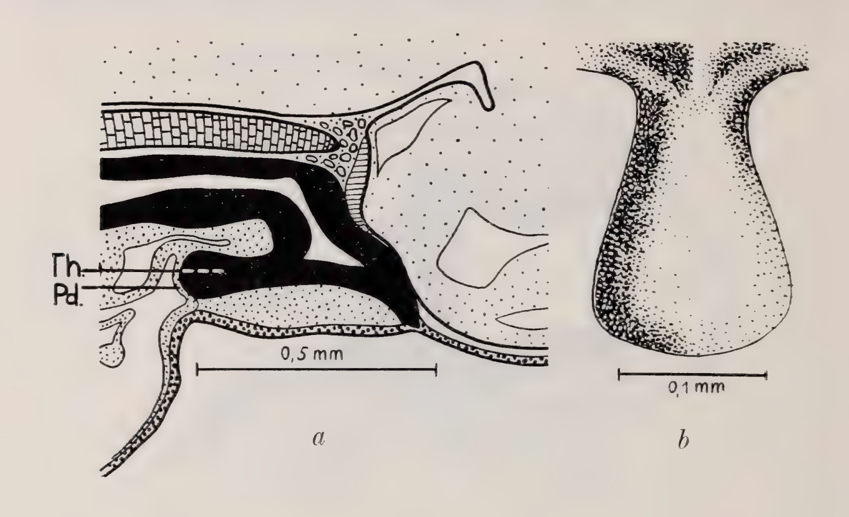


Abb. 27.

a) Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 11,2 mm).

b) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens.

seitlich von den beiden Aortenwurzeln eingeschlossen. Die Schilddrüse entsteht also in der Region der 1. Kiementaschen, aus dem medianen Teil des Pharynxbodens. Die Querfurche, die sich etwas hinter der Mundplatte befindet, wird durch die medioventrale Verschmelzung der 1. Kiementaschen immer ausgeprägter. In späteren Stadien kommt es geradezu zur Einrollung der vordersten Zone des Schlundbodens. Die Schilddrüse wächst dann scheinbar von der Mitte des hinteren Randes dieser Falte (nach Drüner 1902: Plica hyomandibularis), welche unter der ventralen Wand des Pharynx liegt, nach hinten und bekommt dadurch eine zum Schlundboden parallele Lage.

3. *Salamandraembryo: Stadium 3 (Länge 11—11,2 mm).*

Die Schilddrüsenknospe zieht als kolbenartiges Gebilde von der Mitte des hinteren Randes der verschmolzenen 1. Kiementaschen nach hinten und berührt noch immer die vordere Perikardwand (Abb. 27 a). Der vordere Teil des Schilddrüsenzapfens zeigt bereits eine geringe Einschnürung (Abb. 27 b), während der hintere Teil dieses kolbenartigen Gebildes am umfangreichsten ist. Der Schilddrüsenzapfen ist auf diesem Stadium noch eine einheitliche zylindrische Masse, die noch keine Andeutungen der bald einsetzenden Aufspaltung aufweist.

Vom ersten Auftreten der Schilddrüsenknospe bei einer Embryolänge von ca. 6,5 mm an bis zu diesem Stadium ist ihre Frontfläche mit dem Perikard in Berührung. Im Gegensatz dazu fand Baldwin (1918) bei *Ambystoma punctatum*, dass der Schilddrüsenzapfen das Perikard nie erreicht. Sanders (1935) untersuchte ebenfalls *Ambystoma*, und er kommt zum Schluss, dass bei allen von ihm untersuchten Urodelen der Schilddrüsenzapfen das Perikard berührt, allerdings erst von einer gewissen Entwicklungsperiode an. Nach meinen von diesen beiden Befunden abweichenden Feststellungen bei *S. sal.* liegt die Schilddrüsenknospe vom Beginn ihres Auftretens an bis Stadium 4 ständig dem Perikard an.

Der Schilddrüsenanlage parallel verläuft jederseits die schon in früheren Stadien sichtbare " Arteria hyomandibularis" (Maurer). Sie enthält vereinzelte Erythrocyten.

4. *Salamandraembryo: Stadium 4 (Länge ca. 13 mm).*

Das mesodermale Gewebe hat in der Pharynxgegend stark an Umfang zugenommen. Alle Kiementaschen sind gut sichtbar. Das Visceralskelett ist im Entstehen begriffen; die Kiemenspalten sind aber noch nicht durchgebrochen. Die Pharynxzone ist merklich länger geworden, und die Schilddrüse hat sich vom Perikard entfernt. Durch die Bildung des Hyoidapparates bekommt die ganze Schilddrüsenanlage im Längsschnitt eine geschwungene Form (Abb. 28). Gleichzeitig mit der Entfernung vom Perikard beginnt sich die Spitze des Schilddrüsenkolbens zu spalten. Mit der weiteren Aufspaltung geht stets eine grubenförmige, längsgerichtete Eindellung der hinteren Zone der Dorsalfläche des Schilddrüsenzapfens einher. Diese Eindellung wird gegen den

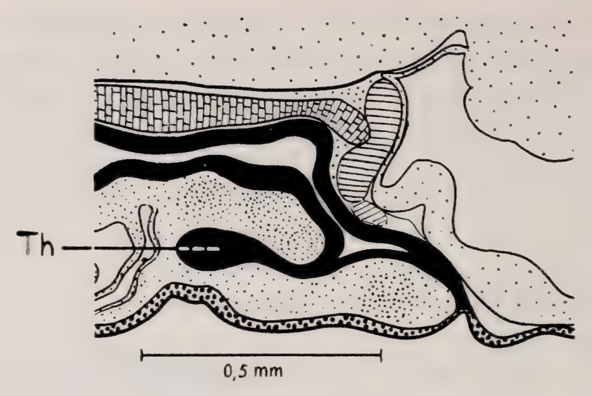


ABB. 28.

Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 13 mm).

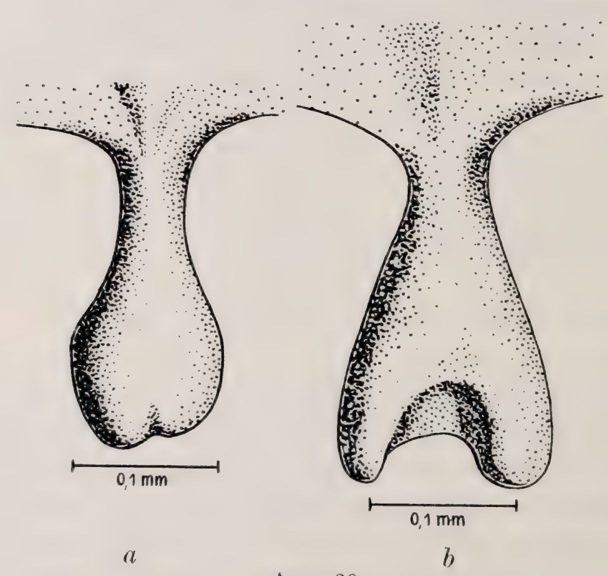


ABB. 29.

a) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 12,4 mm).

b) Rekonstruktion des Schilddrüsenkolbens eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 13,6 mm).

kaudalen Abschnitt des Zapfens hin tiefer, bis es zur Aufspaltung in zwei Lappen kommt. In der weiteren Entwicklung greift diese Eindellung immer mehr gegen die Basis des Zapfens vor, und die kaudale Aufspaltung greift nach vorn (Abb. 29 a u. b). Die Durchschnürung des vorderen Teiles des Kolbens schreitet rascher vor, so dass die Schilddrüse stielartig mit der Epithelplatte verbunden ist.

5. *Salamandraembryo: Länge 14—14,5 mm.*

Die Region der Kiemenbögen hat beträchtlich an Ausmass zugenommen. Kiemenbögen und Muskeln sind teilweise sichtbar.

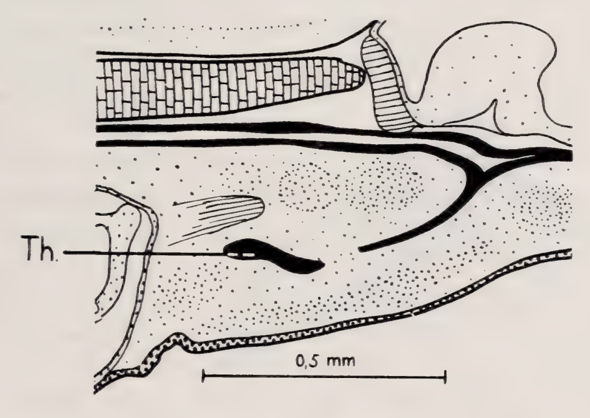


Abb. 30.
Sagittalschnitt durch den vordersten Darmabschnitt eines Embryos von *S. sal.*
(Länge: 14,2 mm).

Die Schilddrüse hat sich gegenüber Stadium 4 noch weiter vom Perikard entfernt. Durch weitere Streckung der Visceralgegend ist der Abstand der Hauptmasse der Schilddrüse von ihrem Ansatze an der unter den ersten Hyoidbogen umgestülpten Mundbodenplatte immer grösser geworden, der verbindende Stiel immer dünner, bis schliesslich bei einer Embryolänge von ungefähr 14 mm der Stiel reisst (Abb. 30). Die Mundbodenfalte weicht, wahrscheinlich infolge des Nachlassens des von der Schilddrüse her wirkenden Zuges, in ihrem mittleren Teile nach vorn (Abb. 31). Da ich bei den Larven weit vorne unterhalb der "Zungenregion" öfters eine mediane, akzessorische Schilddrüse von wenigen Follikeln

fand, muss angenommen werden, dass bei dieser Lostrennung des noch unpaaren Schilddrüsenkomplexes von der mit dem Pharynx verbundenen Mundbodenfalte einzelne Schilddrüsenzellen vom Mesoderm eingeschlossen wurden. Bei einigen Larven konnte ich mit Hilfe solcher akzessorischer Schilddrüsen geradezu die entodermale Herkunft des Schilddrüsenmaterials feststellen.

Der Spaltungsprozess am Hinterende des Schilddrüsenzapfens ist gegenüber Stadium 4 bedeutend fortgeschritten. Besonders haben sich die beiden Gabelspitzen mit der Ausbildung der Copula des Hyoidbogens beträchtlich voneinander entfernt (Abb. 31). Vorne ist aber die Verbindung der beiden Lappen noch sehr deutlich. Der Zusammenhang der Schilddrüsenlappen bleibt oral noch lange erhalten. Meist erst bei einer Embryolänge von 17—18 mm sind die Lappen vollständig getrennt. In der Periode von Stadium 3 (11 mm) bis zur Embryolänge von ca. 14—14,5 mm, also vom eigentlichen Schilddrüsenzapfen bis zu dessen kaudaler Aufspaltung und Trennung vom Mundboden, hat der Schilddrüsenkomplex nur wenig an Masse zugenommen. Während dieser Zeit charakterisiert besonders deutlich die grosse Zahl von Dotterplättchen die Herkunft der Schilddrüsenzellmassen vom Mundboden. Die Abgrenzung gegen das umliegende dotterarme Mesoderm ist stets klar. Nachdem die kaudalen Spitzen der beiden Lappen ihre definitive Lage lateral von den Mm. cerato-hypobranchiales (Drüner 1902) erreicht haben, vermindern sich die Dotterplättchen rasch; Mitosen treten in immer stärkerem Masse auf, und der ganze Zellkomplex wird

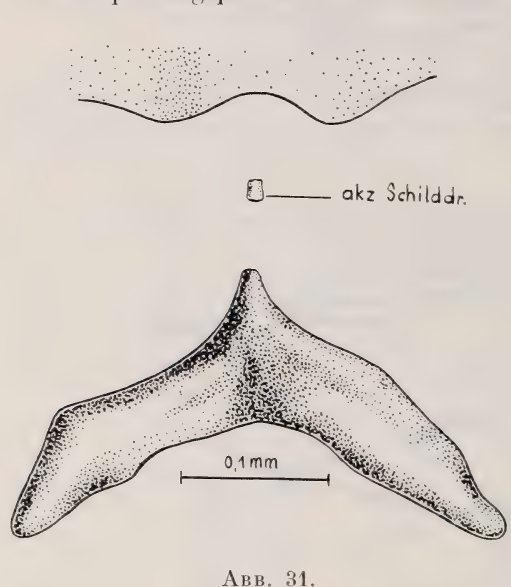


Abb. 31.

Rekonstruktion der Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 14,2 mm).

umfangreicher und locker. Die Abgrenzung gegen das umliegende Gewebe wird bis zur Ausbildung einer Bindegewebshülle vorübergehend unscharf.

6. *Salamandraembryo: Länge 17—18 mm, Kiemenlänge 3,5—4 mm.*

Die Kiemenspalten sind durchgebrochen. Die Vorderfüsse bilden einen "Dreizack", und die Hinterextremitäten stellen eine noch undifferenzierte, kurze Knospe dar. Knorpel und Muskel des Visceralapparates sind ausgebildet.

Die Schilddrüsenlappen sind oral fast immer vollständig getrennt und haben ihre definitive Lage annähernd erreicht. Der vordere Teil der Lappen liegt lateral vom Muskelkomplex: M. abdomino-hyoideus—M. sterno-hyoideus. Die kaudale Hauptmasse der Lappen liegt lateral und dorsal vom M. cerato-hypobranchialis. Die Schilddrüsenlappen bilden eine lockere Zellmasse, in welcher vereinzelte Dotterschollen zerstreut liegen. Die Zellgrenzen sind teilweise sichtbar. Sie ziehen im Schnitt als gewundene Linien zwischen den Kernen und dem vakuolisierten Plasma hindurch. In der Zellmasse zerstreut sind die ersten Kolloidtröpfchen sichtbar. Einige derselben liegen deutlich intrazellulär, während andere zwischen den Zellen liegen oder bereits von 2 Kernen eingeschlossen werden (primitivster Follikel). Mit stärkster Vergrösserung sah ich in einzelnen Kolloidtröpfchen bereits kleine helle Höfe (ev. die ersten chromophoben Vakuolen). Ebenso sind mehrere intrazelluläre Kolloidtröpfchen von einem hellen Hofe umgeben. Eigentliche Follikel sind noch keine vorhanden. Mitosen werden vereinzelt angetroffen. Der Plasmagehalt der Zellen ist noch gering. In den Gefässen, die dem Drüsenkomplex anliegen, sind Erythrocyten zu finden. Von einer Bindegewebshülle, welche die Schilddrüse umgibt, kann noch nicht gesprochen werden.

Bei der vollständigen Trennung der beiden Lappen können wiederum wie bei der Lostrennung vom Mundboden einzelne Zellen median liegen bleiben. Diese bilden später akzessorische Schilddrüsen von meist nur wenigen Follikeln. Solche mediane akzessorische Schilddrüsen fand ich bei den Larven von *S. sal.* sehr häufig; sie liegen gewöhnlich dorsal vom M. genio-hyoideus und ventral vom ersten Basibranchialknorpel. Mediane akzessorische

Schilddrüsen wurden bei den verschiedensten untersuchten Urodelenarten festgestellt. Bei einigen Arten sind sie regelmässig anzutreffen (z. B. *Necturus*), bei anderen nur gelegentlich (z. B. *Cryptobranchus*, *Ambystoma*), und bei *Eurycea* wurden akzessorische Schilddrüsen überhaupt noch nie gefunden. Nach meinen Befunden bei *S. sal.* muss man zwei Arten akzessorischer Schilddrüsen nach ihrer Herkunft unterscheiden:

1. Mediane akzessorische Schilddrüsen, welche aus Zellkomplexen entstehen, die beim Losreissen der noch einheitheitlichen Schilddrüsenmasse vom Mundboden zurückbleiben (Embryolänge ca. 14 mm). Von solchen Zellen abstammende Follikel liegen weit oral, dorsal oder zwischen M. geniohyoideus.

2. Mediane akzessorische Schilddrüsen, die aus Zellkomplexen entstehen, welche bei der Trennung der beiden Lappen (Embryolänge 17—18 mm) zurückbleiben und etwas vor die beiden Schilddrüsen, dorsal vom M. genio-hyoideus, zu liegen kommen.

7. *Salamandraembryo: Stadium 5 (Länge 22—23 mm); Kiemenlänge 5,5—6,5 mm.*

Die Zehen der Vorderextremitäten sind ausdifferenziert. Die Hinterfüsse bilden einen schwach ausgebildeten "Dreizack".

Die beiden Lappen der Schilddrüse haben an Masse beträchtlich zugenommen. Ein Zellstrangstadium der Schilddrüse zur Zeit der Follikelbildung, wie es UHLENHUTH (1927) bei *Ambystoma opacum* vorfand, kann bei *S. sal.* nicht festgestellt werden. Die Hauptportion der Schilddrüse, die lateral vom M. cerato-branchialis liegt, bildet einen nach aussen bereits deutlich abgegrenzten Komplex. Blutgefässe befinden sich innerhalb der Schilddrüse, und Bindegewebsfasern unterteilen die Drüsenmasse in verschiedene Bezirke. Kleinere und grössere Kolloidtröpfchen sind besonders in diesem Hauptkomplexe der Schilddrüse häufig anzutreffen (Abb. 32). Das Kolloid färbt sich mit Azan homogen blau. Am Rande der grösseren Kolloidtröpfchen befinden sich vereinzelt chromophobe Vakuolen. Die Anwesenheit solcher Vakuolen ist, wie allgemein angenommen wird, ein Zeichen der Kolloidausschüttung in die Blutbahn, zeugt also von der Aktivität der Drüse. Die grösseren Kolloidtropfen liegen innerhalb von Follikeln. Diese Follikel setzen sich allerdings erst aus wenigen Epithelzellen zu-

sammen. Die Follikelzellen haben vorwiegend kubische Gestalt. Ihr Plasma ist feinkörnig. Die Hauptmasse der Lappen ist aber noch undifferenziert. Dotterschollen finden sich keine mehr vor. Erythrocyten können sowohl innerhalb der Schilddrüse, als auch in den der Schilddrüse anliegenden Gefässen (Jugularvenen) ange-

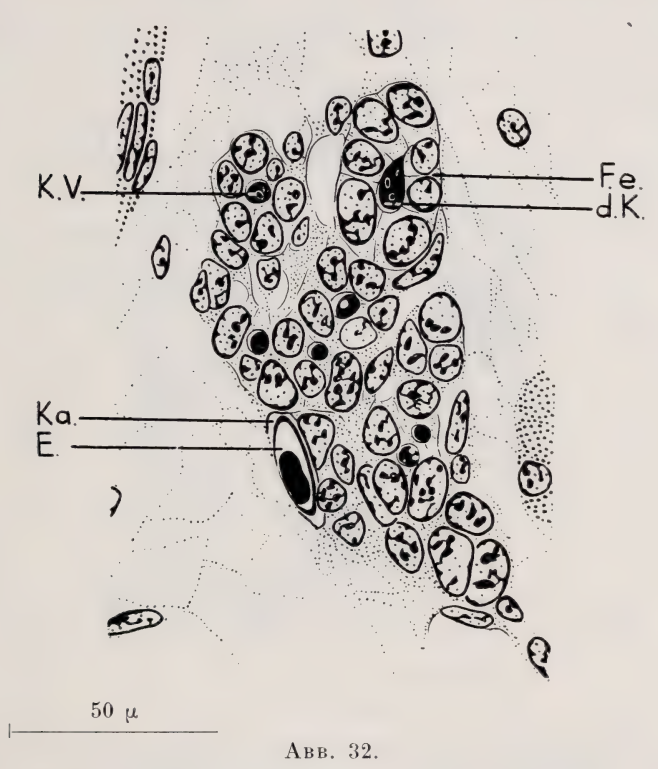


Abb. 32.

Querschnitt durch die Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* Stadium 5 (Länge: 22,5 mm). 6 μ, Zenker-Azan.

troffen werden. Die vorderen Zellmassen, welche mitunter plattenartig dem Muskelkomplex M. abdomino-hyoideus und M. sternohyoideus lateral anliegen, sind meist am schwächsten differenziert.

Schon Embryonen von 19-20 mm Länge weisen öfters einen ähnlichen Bau der Schilddrüse auf. Auf Grund des vorhandenen Kolloids und der Anwesenheit der chromophoben Vakuolen kann auf die zu diesem Zeitpunkte einsetzende Ausschüttung von Schilddrüsenkolloid in die Blutbahn geschlossen werden.

8. *Salamandraembryo: Länge ca. 28—31 mm, Kiemenlänge 5—6 mm.*

Die Kiemenfäden, die bei einer Embryolänge von 25—28 mm ihre maximale Länge von 7—8 mm aufweisen (siehe Abb. 6 und 9 a)

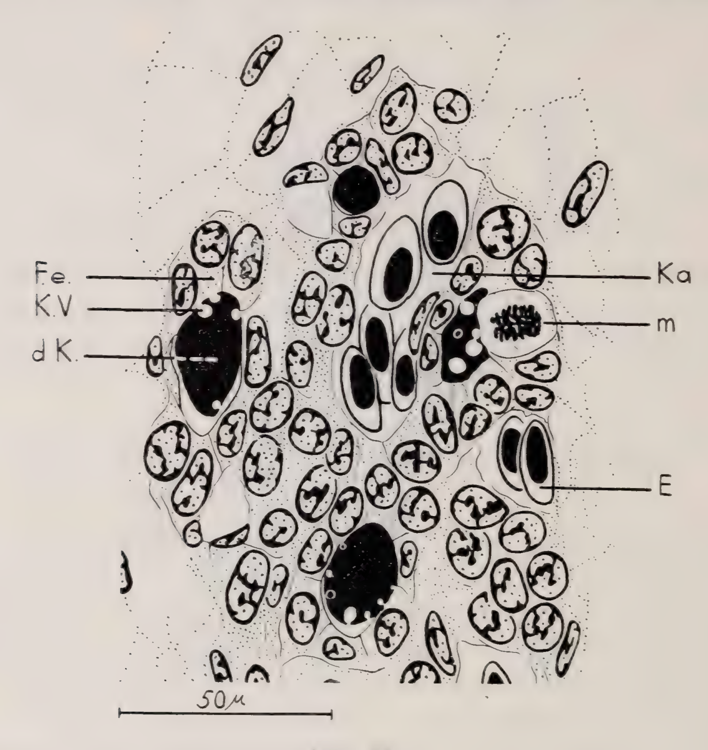


Abb. 33.

Querschnitt durch die Schilddrüse eines Embryos von *S. sal.* (Länge: 30,5 mm). 7 μ, Duboscq-Brasil-Azan.

sind auf dem hier untersuchten Embryonalstadium in Reduktion begriffen.

Die Schilddrüse ist in lockeres Bindegewebe eingeschlossen und von Verzweigungen der Jugularvenen durchsetzt, welche auf den Schnittbildern die Schilddrüsenmasse in einzelne Lappen aufspalten. Mit Kolloid gefüllte Follikel von verschiedener Grösse sind überall zerstreut anzutreffen. Das Zellplasma ist stark ausgebildet und fein gekörnt (Abb. 33). Die Follikelzellen sind meist durch deutliche Zellgrenzen getrennt. Chromophobe Vakuolen

befinden sich am Rande des chromophilen Kolloides in den grossen Follikeln besonders häufig, während sie im Kolloid kleiner Follikel fehlen können. Auffallend neben der relativ grossen Zahl chromophober Vakuolen ist die starke Durchblutung der Schilddrüse. Diese beiden Tatsachen lassen auf eine erhöhte sekretorische Tätigkeit der Schilddrüse schliessen, die mit der während dieser Zeit stattfindenden Reduktion der embryonalen Kiemenfäden in Beziehung gebracht werden muss. Es drängt sich hier ein Vergleich mit der von Sklower (1925) gefundenen erhöhten sekretorischen Tätigkeit der Schilddrüse bei den Anuren zur Zeit der Prometamorphose auf. Sklower fand bei den Urodelen keine der Prometamorphose der Anuren entsprechende praemetamorphotische Entwicklungsphase, und er setzte deshalb in gewissem Grade die Prometamorphose der Anuren und der Gymnophionen der Metamorphose der Urodelen gleich. Klumpp und Eggert (1934, S. 378) sprechen auf Grund verschiedener Überlegungen die Vermutung aus, dass dieser Vergleich unrichtig und dass auch bei den Urodelen eine Prometamorphose vorhanden sei. Aeusserlich komme aber diese an den Kiemen nicht richtig zum Ausdruck, "müsste sich aber, ähnlich wie bei den Anuren, an dem Verhalten der Schilddrüse nachweisen lassen", was aber wegen mangelnder Untersuchungen bis jetzt noch nicht festgestellt werden konnte. Meine Untersuchungen an *S. sal.* zeigen nun eine beträchtliche Reduktion der embryonalen Kiemenfäden zur Zeit der Embryonalperiode und gleichzeitig eine erhöhte Tätigkeit der Schilddrüse. Wir können also bei dieser Art von einer Prometamorphose sprechen. Die Ansicht von Sklower ist demnach unrichtig. Die Metamorphose der Anuren und diejenige der Urodelen sind gleich zu bewerten, obschon wahrscheinlich die wenigsten Vertreter der Urodelen so auffallende Veränderungen der Kiemen wie die vivipare Form *S. sal.* aufweisen. Die äusseren Kiemen der Anuren und die embryonalen Kiemenfäden von *S. sal.* sind transitorische Organe, welche der Wirkung des Schilddrüsenhormons unterstehen und in einem gewissen Momente der Entwicklung durch vermehrte Abgabe von Schilddrüsenhormon in die Blutbahn abgebaut werden. Wohl wird bei *S. sal.* zur Zeit der Bildung der langen Kiemenfäden schon Schilddrüsenhormon abgegeben, doch scheint der Schwellenwert des Schilddrüsenhormongehaltes des Blutes erst dann erreicht und überschritten zu werden, wenn die Kiemenfäden eine Länge

von 7—8 mm besitzen. Die Reaktionsbereitschaft der Kiemenfäden ist nämlich, wie Experimente zeigten, schon vorher vorhanden. Die Vermutung von KLUMPP und EGGERT, dass auch andere Urodelen mit geringerer Reduktion der Kiemenfäden im Verhalten der Schilddrüse doch eine Art Prometamorphose durchlaufen, ist durchaus möglich, muss aber noch bewiesen werden. Vermehrte Schilddrüsenaktivität in der "Vor- Umwandlungsperiode" wird mit dem Verschwinden transitorischer Organe gekoppelt sein und kaum auftreten, ohne dass im Körper grössere Veränderungen vor sich gehen.

C. Larvenperiode (bis Ablage der Larven).

a) *Winter- und Frühlingslarven (Winterphase).*

Um das Verhalten der Schilddrüse während des Winters zu verfolgen, musste ich die trächtigen Salamanderweibchen unter möglichst natürlichen Bedingungen halten. Zwei mit Moos ausgelegte Freilandterrarien, versehen mit Steinplatten und Holzbrettern, boten den Salamandern Unterschlupf. Die Temperatur schwankte zwischen 0°—5° C. Nur selten wurde für kurze Zeit die Nullgrenze unterschritten. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Larven, die so gehaltenen Weibchen während des Winters entnommen wurden.

Die Schilddrüse ist zur Zeit der Reduktion der embryonalen Kiemenfäden charakterisiert durch mittlere und kleinere, mit Kolloid gefüllte Follikel, zahlreiche chromophobe Vakuolen und durch die intensive Blutversorgung. Zur Zeit der vollständigen Reduktion der Kiemenfäden und der nun typischen fiederartigen Kiemen (siehe Abb. 9 b) konnte ich kein Nachlassen der Schilddrüsenaktivität feststellen. In die Periode bis Mitte Oktober fällt vielmehr die eigentliche Bildungszeit und Vergrösserung der Primärfollikel. Mitosen sind häufig anzutreffen, und die Blutversorgung ist gut. Chromophobe Vakuolen sind stets in mehr oder weniger grosser Anzahl vorhanden. Das Kolloid färbt sich bei allen Embryonen mit Azan homogen blau.

Bei Beginn der Winterperiode kann bereits von einer, allerdings noch zarten Bindegewebshülle gesprochen werden. Lymphräume und Aeste der Jugularvene grenzen an den Schilddrüsenkomplex

und durchziehen denselben. Die Durchklüftung der Drüse ist meist sehr stark. Follikelverschmelzungen sind spärlich zu finden. Bei *S. sal.* kann überhaupt in keiner Entwicklungsperiode ein Stadium festgestellt werden, das durch die Verschmelzung der Primärfollikel charakterisiert ist. Bei *Ambystoma opacum* dagegen ist die Verschmelzung der Primärfollikel bei Larven von 38—52 mm besonders typisch, und die Verschmelzung kann soweit gehen, dass schliesslich die Schilddrüse überhaupt nur noch aus einer geringen Zahl grosser Follikel zusammengesetzt ist (Uhlenhuth 1927). Im Gegensatz dazu besteht die Schilddrüse von *S. sal.* zum grössten Teil aus vielen, kleinen, kugeligen bis ellipsoiden Follikeln. Die Lage des Organs ist im Grossen und Ganzen gleich geblieben. Der vordere Teil der Lappen befindet sich im Winkel, der vom Muskelkomplex M. abdominohyoideus—M. sterno-hyoideus und dem Hypobranchiale I gebildet wird. Er liegt öfters noch plattenartig diesem Muskelkomplex an. Der mittlere und hintere Teil der Lappen, welcher auch die Hauptmasse bildet, liegt lateral vom M. cerato-hypobranchialis. In diesem Hauptteil der Lappen ist der Differenzierungsgrad, besonders bei den jüngsten Larven, am stärksten, während die vordere Partie etwas nachhinkt, was wahrscheinlich auf die späte Trennung der oralen Teile der Schilddrüse zurückzuführen ist.

Mit Beginn des winterlichen Kälteeinbruches (Ende Oktober) tritt die Schilddrüse in eine "Ruheperiode" ein (vergl. Winterplateau der Larven, Seite 433), und die Struktur der Schilddrüse bleibt während des Winters annähernd gleich (Abb. 34). Sie ist charakterisiert durch:

1. mit Azan blau sich färbendem Kolloid;
2. grosse Anzahl chromophober Vakuolen;
3. flache, kubische und an den Umbiegungstellen einzelner Follikel hohe Epithelzellen;
4. fein gekörntes Plasma, welches selten kleine chromophile Kolloidtröpfchen enthält;
5. Blutversorgung mittelstark;
6. geringe Zahl von Mitosen.

Die Struktur der Schilddrüse verrät also auch während des ganzen Winters volle Aktivität, wenn die Zahl der anwesenden chromophoben Vakuolen und Erythrocyten als Kriterium ange-

nommen wird. Diese Aktivität der Schilddrüse steht aber im Gegensatz zum geringen Stoffumsatz der Larven während dieser Periode. Hier scheint also die Diagnose der Schilddrüsenaktivität allein auf Grund des histologischen Bildes falsch zu sein. Experimentelle Befunde, die ich später anführe (S. 507), bestärkten mich in folgender

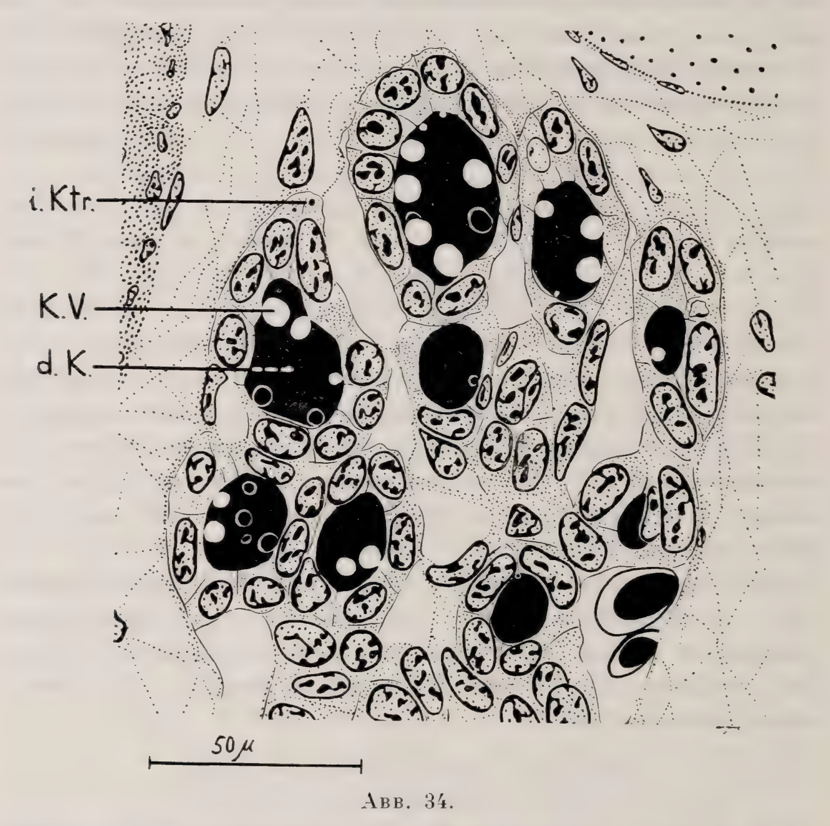


Abb. 34.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Winterlarve von *S. sal.* (23.II.1937). Larvenlänge: 33,5 mm. 8 μ, Duboscq-Brasil-Azan.

Annahme: Die tiefe Temperatur bewirkt eine „Konservierung" des Schilddrüsenzustandes wie er zu Beginn des Winters angetroffen wird, ohne dass aber entsprechend viel Kolloid an die Blutbahn abgegeben wird. Erst mit dem Zunehmen der Temperatur gegen das Frühjahr erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Mitosen zeugen von einer weiteren Vergrösserung der Drüse. Veränderungen der Zahl der chromophoben Vakuolen gegen den

Sommer hin geben ebenfalls Kunde von ihrer Tätigkeit. Der zu dieser Zeit noch in der Darmwand vorhandene Dotter liefert die dazu notwendigen Materialien. Zur Zeit der Ablage der Larven (März-April) ist die Schilddrüse im Zustande voller Aktivität, und

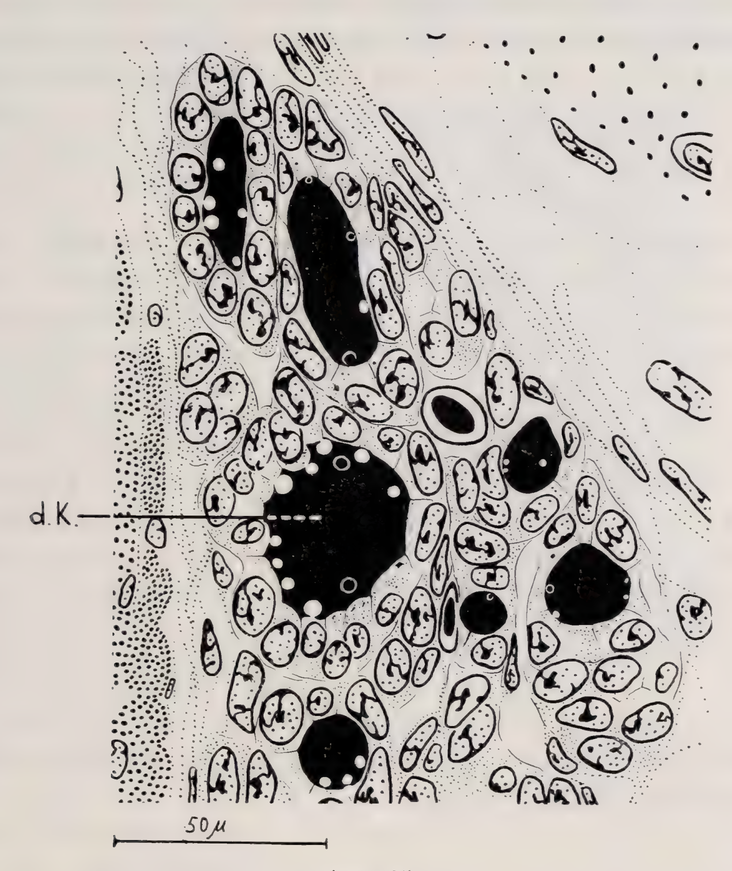


Abb. 35.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer erst Ende Mai abgelegten Larve von *S. sal.* (Larvenlänge: 34 mm). 8 μ, Suza-Azan.

Abb. 34 könnte ebenso gut ein Schnitt durch die Schilddrüse einer Larve im Momente der Ablage sein.

Die Follikelgrösse und Follikelzahl schwankt mitunter bei einzelnen Larven sehr stark; auch ist der Grad der „Durchklüftung" der Schilddrüsenkomplexe und entsprechend die Isolierung derselben durch eine Bindegewebshülle öfters starken Schwankungen

unterworfen. Mehrere während des Winters untersuchte Larven besitzen weniger und kleinere chromophobe Vakuolen, als Abb. 34 angibt. Das Gegenstück dazu zeigt eine Larve des Weibchens E 19 vom Solling (Westfalen), das ich am 29.XI.1935 öffnete. Das Kolloid fast sämtlicher Follikel ist durch eine grosse Zahl grosser chromophober Vakuolen verdrängt. Dem apikalen Epithelsaum entlang befindet sich meist noch eine blaugefärbte, schmale Zone von Kolloid. Die Epithelzellen sind niedrig bis kubisch. An Stelle des feinkörnigen Plasmas finden sich in den Epithelzellen chromophobe Vakuolen. Erythrocyten liegen überall zwischen den Follikeln.

Gelegentlich, wenn die Ablagebedingungen ungünstig sind, werden die Larven erst im Mai oder noch später abgesetzt. Die Untersuchung solcher Larven, die Ende Mai abgelegt wurden und bei welchen der Dotter vollständig resorbiert war, ergab ein vom eben beschriebenen Schilddrüsenbild abweichendes Verhalten. Abb. 35 zeigt einen Schnitt durch die Schilddrüse einer solchen Larve. Der Unterschied gegenüber der Schilddrüse eines im März—April abgelegten Tieres liegt in der kleineren Anzahl und besonders in der geringeren Grösse der chromophoben Vakuolen. Die zentralen Partien des Kolloids färben sich teilweise violett im Gegensatz zur bisherigen Blaufärbung des Kolloides. UHLENHUTH (1927) u.a. sind der Ansicht, dass das mit Azan sich violett oder rot färbende Kolloid dickflüssig ist und dass die Blaufärbung die Dünnflüssigkeit verrät. Auf Grund des histologischen Bildes muss man annehmen, dass die Aktivität der Schilddrüse herabgesetzt und demnach die Kolloidausschüttung in die Blutbahn geringer ist als bei den eigentlichen Frühlingslarven.

b) *Sommerlarven.*

Fast sämtliche gewonnenen Sommerlarven entstammen Salamanderweibchen vom Solling (Westfalen). Alle Weibchen wurden durch Wasserentzug verhindert, ihre Larven im Frühling abzulegen. Ein Unterschied der Larven aus den Solling-Weibchen gegenüber solchen von Reigoldswil besteht im Grade des Hungerzustandes. Dadurch, dass die Solling-Salamander mehr oder weniger lang in Terrarienhandlungen in erhöhter Temperatur gehalten wurden, ist in einem gewissen Momente der Hungerzustand dieser Larven

ausgeprägter als bei Larven, die zur gleichen Zeit aus Weibchen von Reigoldswil genommen wurden. Diese Weibchen wurden Ende April in die Terrarien gebracht. Die Temperaturen schwankten während des Sommers zwischen 15°—20° C.

Larven, die ich am 15.VII.1935 dem Uterus des Weibchens E 87 (Solling) entnahm, zeigten folgendes Verhalten der Schilddrüse: Die Durchklüftung des Organes ist gering, und deshalb sind die Follikel ziemlich dicht aneinander gelagert. Die Follikel selber sind durch den geringen Plasmagehalt der Zellen kleiner geworden. Deshalb ist der Schilddrüsenumfang kleiner als bei Winterlarven. Mitunter liegen Erythrocyten in den noch verbleibenden Zwischenräumen. Die Follikel sind prall mit Kolloid gefüllt (Abb. 36). Besonders auffallend ist die verschiedene Färbbarkeit des Kolloides. Die kleinsten Kolloidtröpfchen färben sich homogen blau. Die grossen Kolloidtropfen besitzen meist eine intensiv blau sich färbende "Kruste" (Aussenschicht, welche an den apikalen Episaum grenzt), dann anschliessend eine hellblaue bis schwach violette Zone und öfters einen stark violett bis rot sich färbenden zentralen Teil. Vereinzelt befinden sich peripher im Kolloid kleine, chromophobe Vakuolen, die im Schnittbilde bläulich erscheinen. Das Follikelepithel ist niedrig, und die meist länglichen Kerne schmiegen sich mit ihrer Längsachse dem Kolloid dicht an. Plasma ist mitunter noch sichtbar; doch können Zellgrenzen nur ganz

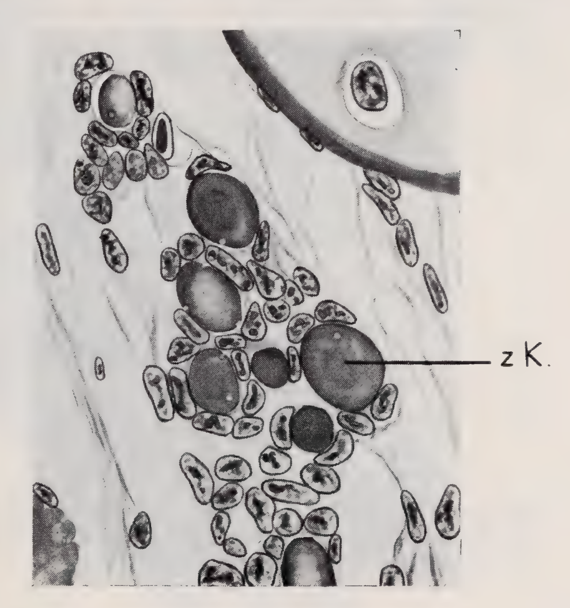


Abb. 36.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *a*: schlank) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling (Westfalen)). Larvenlänge: 30,5 mm (15.VII.1936). 8 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach

vereinzelt festgestellt werden. Auf Grund des histologischen Bildes muss angenommen werden, dass es sich hier um eine Speicherschilddrüse handelt, die sehr wenig oder überhaupt kein Kolloid in die Blutbahnen abgibt.

Sämtliche Larven, die ich am 12.VIII.1936 dem Weibchen E 117 (Solling) entnahm, hatten mehr oder weniger starke Oedeme. Die Schilddrüsen dieser Larven zeigen ein noch extremeres Verhalten als diejenigen von E 87 (Abb. 37). Die stark dunkelblaue "Kruste"

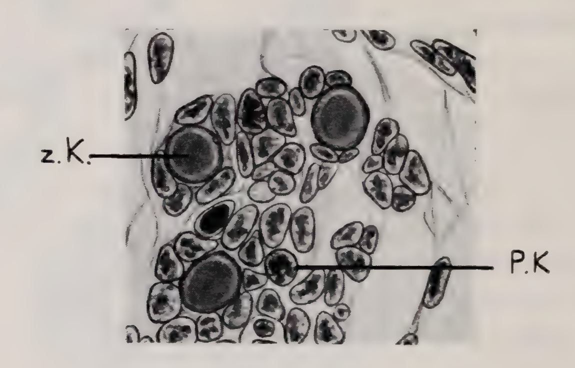


Abb. 37.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *b*: Oedem) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling). Larvenlänge: 26 mm (12.VIII.1936). 8 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach.

ist meist sehr dünn, und die anschliessende helle Zone geht teilweise plötzlich in die zentral gelegene, intensiv orange bis rot-violett gefärbte Hauptmasse über. Randständig können ebenfalls mitunter kleine chromophobe Vakuolen vorhanden sein. Das Follikelepithel ist sehr flach, und Plasma ist höchst selten deutlich zu sehen. Pyknotische Kerne sind zerstreut im Follikelepithel anzutreffen. Obschon auf Grund des histologischen Bildes kaum Kolloid an die Blutbahn abgegeben wird, sind trotzdem öfters zahlreiche Erythrocyten in den Zwischenräumen zu finden.

Im Gegenzatz zu den Larven von E 117 waren diejenigen des Weibchens E 116 (12.VIII.1936) (Solling) ausgesprochen schlank. Die gefüllte Gallenblase bildete meist eine Vorwölbung an der rechten Flanke. Die Struktur der Schilddrüsen dieser Larven entspricht derjenigen der Larven von E 117. Ein Unterschied

besteht in der vorwiegenden Blaufärbung des Kolloids (Abb. 38). Bloss der zentrale Teil des Kolloids der grossen Follikel ist violett-rötlich gefärbt. Diese Blaufärbung fand ich aber nicht etwa nur

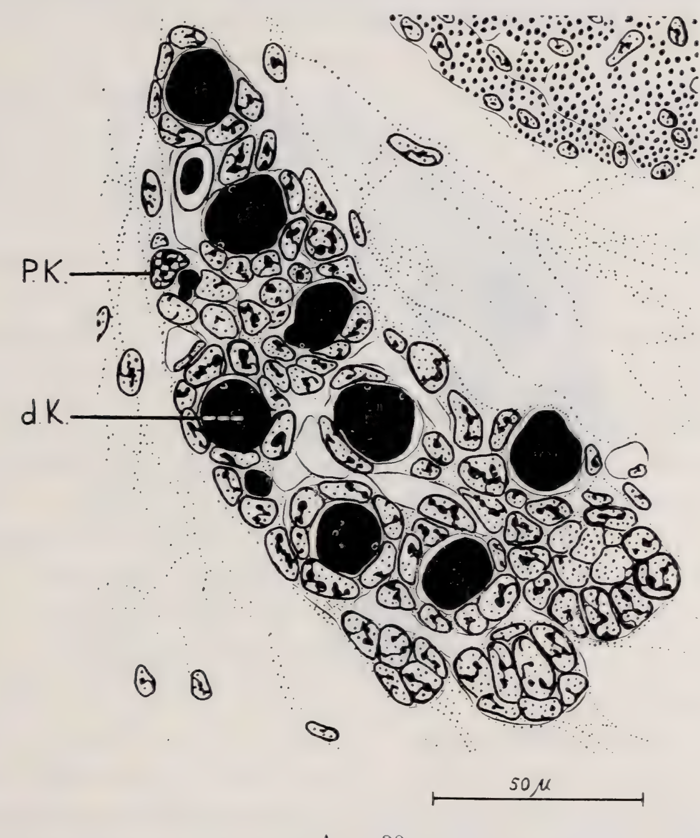


Abb. 38.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve (Typ *a*: schlank) von *S. sal.* (Weibchen vom Solling). Larvenlänge: 29,5 mm (12.VIII.1936). 8 μ, Zenker-Azan.

bei schlanken Hungerlarven; auch Larven, die ich mehrere Monate im Wasser hungern liess und die dabei Oedeme aufwiesen, zeigten ein ähnliches Verhalten der Färbbarkeit des Kolloids.

Einige Larven von E 116 brachte ich in Wasser von ca. 15° C, um auf diese Weise möglichst extreme Hungerformen zu erhalten. Da mehrere dieser Larven anfangs November starben, fixierte ich

die übrig bleibenden am 8.XI.1936. Abb. 39 gibt die Struktur der Schilddrüse einer dieser Larven wieder und stellt somit die extremste Ausbildung einer Hungerschilddrüse dar. Sie ist eine ausgesprochene Speicherschilddrüse. Die Follikel sind dicht aneinander gelagert

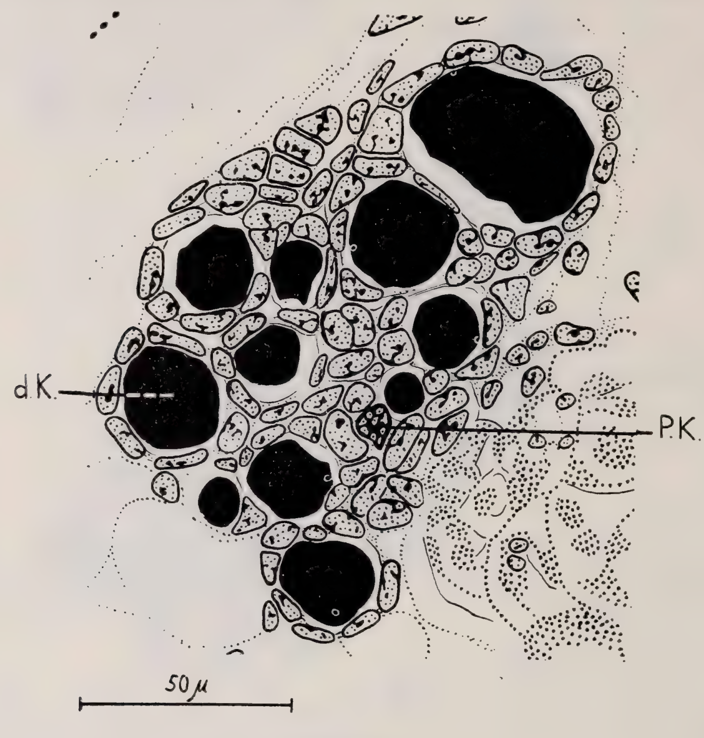


Abb. 39.

Querschnitt durch die Schilddrüse einer Sommerlarve, die vom 12.VIII. bis 8.XI.1936 in Wasser von 15° C weiterhungerte. Abbildung 39 stellt somit die extremste Ausbildung einer Hungerschilddrüse dar. Larvenlänge: 30,2 mm, 8 μ, Zenker-Azan.

und enthalten blau färbbares Kolloid. Auf den Schnitten berührt das Kolloid das Follikelepithel nur an wenigen Stellen. Kleine chromophobe Vakuolen sind mitunter anzutreffen. Das Epithel ist niedrig und ohne deutliches Plasma. Die Kerne sind vorwiegend länglich und umsäumen mit ihren Längsachsen das Follikellumen. Zellgrenzen sind höchst selten zu finden. Die Versorgung der Schilddrüse mit Erythrocyten ist gering. Pyknotische Kerne sind aber selten.

D. Die Beeinflussung der Schilddrüse der verschiedenen noch ungefütterten Larvenstadien durch Hunger und Veränderung der Temperatur (experimentelle Untersuchungen).

Die Versuchsergebnisse von HARTWIG (1936) an Salamanderlarven veranlassten mich infolge der grossen Abweichungen von meinen eigenen Untersuchungen, einige der HARTWIG'schen Experimente zu wiederholen.

HARTWIG brachte frisch dem Uterus entnommene geburtsbereite Larven des Feuersalamanders (Stadium III nach KUHN) in verschiedene Wassertemperaturen und fütterte sie mit zerschnittenen Regenwürmern oder mit geschabtem Rindfleisch. Uns interessiert besonders das Schicksal der Larven in Klasse *a* (0°—5° C) und in Klasse *f* (25°—30° C). HARTWIG konnte sowohl in Klasse *a* als auch in Klasse *f*, trotzdem die Larven Nahrung aufnahmen, kein Wachstum beobachten. Die Larven unterschieden sich im Gegenteil von den übrigen durch ihre auffallende Abmagerung (S. 565).

72 Tage nach Versuchsbeginn findet HARTWIG in den Follikeln der Schilddrüse der "Kältetiere" (0°—5° C) kein Kolloid mehr; "die Follikel sind mit einem feinmaschigen Gerinnsel gefüllt". Diesen Larven gegenüber stehen die "Hitzetiere" (25°—30° C), welche 72 Tage nach Versuchsbeginn eine Speicherschilddrüse ohne jegliche Vakuole aufweisen. HARTWIG vermutete, dass bei den Hitzetieren die Störung des Ernährungsmechanismus durch die Temperatur und als Folge davon die Reaktion der Thyreoidea durch die Hungerwirkung entstanden sein könnte. Die Nahrungsaufnahme und —verarbeitung waren aber durchaus normal, "wie man leicht beim Füttern und Wasserwechsel feststellen" konnte. Trotzdem liess HARTWIG geburtsbereite Larven in Wasser (15°—18° C nach schriftlicher Mitteilung) hungern und fixierte eine derselben 95 Tage nach Versuchsbeginn. Die andere Larve starb kurze Zeit vorher, und deshalb nimmt HARTWIG an, dass die fixierte Larve ein extremes Hungertier sei. Die Schilddrüse dieser Larve enthält viele chromophobe Vakuolen (siehe Abb. 16 bei HARTWIG S. 579), und auf Grund dieses einzelnen Befundes folgert er, dass der Speichertyp der Hitzetiere eine spezifische Wärme-

wirkung ist und durch Hunger nicht bewirkt werden kann. Hartwig konnte dann die Wärmereaktion der Schilddrüse sogar durch einen "Temperaturreiz" von bloss 72 Stunden hervorbringen. Nach der "Reizung" brachte er die Larven in Wasser von 20° C. Diese kurze Reizung bei 25°—30° C hat nicht nur eine "Hemmung des Längenwachstums, sondern sogar einen Rückgang unter das ursprüngliche Ausgangsmass" zur Folge und dies, wie Hartwig annimmt, trotz Nahrungsaufname (!). Nach einiger Zeit zeigt die Schilddrüse den gleichen Speichertyp wie bei der Dauerreizung. Gleich lange Wärmereize an Larven, die schon einige Tage in Wasser zugebracht und Nahrung aufgenommen hatten, bewirkten dagegen keine Veränderung der Schilddrüse; sie zeigte dasselbe Bild wie die der Kontrolltiere. Gleiche Versuche an "Uteruslarven" (Stadium I und II nach Kuhn) ergaben eine "statistisch gesicherte Beeinflussung durch Kurzreiz in Stadium II" (Fadenkiemenstadium). Hartwig neigt zur Ansicht, dass die auf Wärmereiz reagierenden, geburtsbereiten Larven sich in einer sensiblen Entwicklungsperiode befinden, welche wahrscheinlich zusammenhängt mit der "Aktivierung der Differenzierungsvorgänge", mit der Tendenz der "Anpassung an den Aufenthalt in Wasser" (Kuhn, 1933 Seite 17). Bei einer weiteren Versuchsserie mit verschieden langer Reizdauer (12; 24; 36; 48; 60 und 72 Stunden) verlief die Wärmereizung negativ. Sowohl die Versuchs- als auch die Kontrolltiere zeigten im Verlaufe von 65 Tagen eine auffallende Wachstumsverzögerung, die Hartwig auf die ungeeignete Nahrung (geschabtes Rindfleisch) zurückführt. Nachdem er zerstückelte Regenwürmer fütterte, begannen alle Larven ohne Ausnahme zu wachsen, und Hartwig nimmt (S. 586) an, dass im Verlaufe der gehemmten Entwicklung "offenbar auch die Wirkung des Temperaturreizes verwischt" wird (!).

Sämtliche Winterlarven, die ich aus Weibchen entnahm, welche in Temperaturen von 0°—5° C lebten, zeigten im Gegensatz zu den Kältetieren von Hartwig stets mit Kolloid gefüllte Follikel und eine grosse Zahl chromophober Vakuolen (siehe Abb. 34). Die Sommerlarven, die sich im Uterus in einem ausgesprochenen Hungerzustande befanden, hatten ebenfalls stets mit Kolloid prall gefüllte Follikel, aber nur eine geringe Zahl chromophober Vakuolen (siehe Abb. 36, 37 und 38). Die Schilddrüse befand sich im Speicherzustande und ist mit der Schilddrüse der Hitzetiere von Hartwig

zu vergleichen, obschon die Larven kaum Temperaturen von mehr als 20° C ausgesetzt gewesen waren. Diese gegenüber Hartwig abweichenden Befunde können dadurch zu Stande kommen, dass das Muttertier einen Einfluss auf die uterinen Larven ausübt, also das Verschwinden des Kolloids in tiefen Temperaturen verhindert und die Schilddrüse der Sommerlarven in den Speicherzustand versetzt. Diese Beeinflussbarkeit des endokrinen Systems der Larven durch das Muttertier versuchte ich ihrer grossen Bedeutung wegen durch die Nachkontrolle der Hartwig'schen Experimente zu bestätigen.

Winterlarven, welche ich verschieden lang in Wassertemperaturen von 0°—5° C hielt, besitzen in keinem Falle Schilddrüsen ohne Kolloid.

Larve 1	9.XII.1936—12.II. 1937
Larve 2	9.XII.1936—11.III.1937
Larve 3	9.XI. 1936— 5.VI. 1937
Larve 4	7.XI. 1936— 5.VI. 1937

Das Schilddrüsenbild entspricht in Bezug auf die Zahl der chromophoben Vakuolen vollkommen demjenigen der Winterlarven. Chromophobe Vakuolen sind in grosser Zahl vorhanden. Das Kolloid färbt sich bei den am wenigsten lang exponierten Larven blau, während das Kolloid der Larven 3 und 4 sich zentral violett bis rötlich färbt. Das Follikelepithel ist niedrig; Plasma ist aber mitunter noch deutlich sichtbar, und sogar Zellgrenzen können gelegentlich noch unterschieden werden. Das Kolloid macht den Eindruck der Dickflüssigkeit und gibt zusammen mit dem flachen Epithel den Zustand der Inaktivität wieder, während die chromophoben Vakuolen in voller Klarheit hervortreten und eigentlich auf die Aktivität der Schilddrüse hindeuten. Wie bei den Winterlarven muss auch hier angenommen werden, dass die chromophoben Vakuolen bildlich gesprochen von der Kälte überrascht und in ihrem Zustande im färbbaren Kolloid konserviert werden. Die Hungerwirkung in tiefen Temperaturen kann also innerhalb des untersuchten Zeitintervalls bloss das färbbare Kolloid und das Follikelepithel merklich beeinflussen, während die chromophoben Vakuolen höchst wahrscheinlich mehr oder weniger unberührt bleiben.

Hartwig fand also bei seinen Larven, die er 72 Tage in Temperaturen von 0°—5° C hielt, Schilddrüsenfollikel, welche mit einem feinmaschigen Gerinnsel gefüllt sind. Ich fand dagegen sowohl bei den uterinen Winterlarven, als auch bei Winterlarven, die sogar bis 6 Monate in Wasser von 0°—5° C zugebracht hatten, mit Kolloid gefüllte Follikel und stets chromophobe Vakuolen. Wie erklärt sich diese Verschiedenheit des Schilddrüsenzustandes? Versuchsbedingungen und Versuchsobjekte sind in beiden Fällen die gleichen (vielleicht ungenügende Fixierung durch Hartwig oder zufälliges abnormes Verhalten der von ihm untersuchten Larven; vergleiche die von der Norm abweichende Schilddrüsenstruktur der Winterlarve aus dem Weibchen E 19, S. 502).

Den Befund Hartwig's über den Schilddrüsenzustand der Hitzetiere kann ich bestätigen. Im Gegensatz zu Hartwig fand ich aber keine Spezifität der Wärmereaktion. Hungerwirkung bei Temperaturen um 20° C hat den gleichen Einfluss. Ich finde es gewagt von Hartwig, auf Grund einer einzigen "Hungerlarve" die Schilddrüse, die noch viele chromophobe Vakuolen enthält, als "maximale Ausbildung einer Hungerschilddrüse" (S. 579) darzustellen. Die Abbildung lässt noch Plasma und Zellgrenzen im Follikelepithel erkennen, die keineswegs auf "maximalen" Hunger der Larve hindeuten. Sämtliche Larven, die ich 3 und mehr Monate (6.XI.1935—5.VI.1936) ohne Nahrung in 15°—20° C Wasser hielt, zeigen den typischen Speichertyp der Sommerlarven und der "Hitzetiere" von Hartwig. Die extremsten Hungertiere haben wie die Sommerlarven von E. 117 Oedeme oder sind mager (schlank) wie diejenigen von E. 116.

Bei 2 trächtigen Weibchen, die ich vom 30.VII.1936—11.XII.1936 bezw. 9.XII.1936—24.II.1937 im Thermoschrank bei 23°—24° C hielt, haben die Larven den Dotter vollständig resorbiert. Die Schilddrüsen befinden sich im Speicherzustande. Vereinzelte chromophobe Vakuolen sind noch sichtbar. Entsprechend der langsameren uterinen Dotterresorption (vergl. S. 432) geht die Veränderung der Schilddrüsenstruktur verglichen mit den gleichen Vorgängen an freien Larven in Wasser von derselben Temperatur in Richtung Speichertyp ebenfalls verzögert vor sich.

Den kurzfristigen "Wärmereiz" (72 Stunden in 25°—30° C) liess ich in gleicher Weise auf Herbst-, Winter-, Frühlings- und Sommerlarven wirken und verfolgte nachher in Wasser von 20° C

das Verhalten der Larven gegenüber Tubifex. Auch hier konnte ich Beobachtungen machen, die von denen Hartwig's stark abweichen. Die Wirkungen und Folgen dieser Wärmereizung auf die Larven sind:

1. *Verhaltensänderung.*

Nach der Wärmereizung scheinen die Larven ermüdet, ermattet und sind meist Tubifex gegenüber passiv, weisen sogar öfters eine gewisse Fluchttendenz auf. Nach einigen Tagen erholen sich die Larven und reagieren auf Tubifex positiv.

2. *Schädigung des Schluckmechanismus.*

a) Oeffnen des Mundes und eigentlicher Schluckmechanismus sind gestört;

b) Mundöffnen ist möglich; doch der eigentliche Schluckmechanismus bleibt weiterhin gestört.

Embryonen im Kiemenfadenstadium, Winterlarven und geburtsbereite Larven mit noch verfügbaren Dotterenergien beheben diese Schädigungen einige Tage nach der "Reizung" und sind im Stande, wiederum Tubifex zu fressen. Anfänglich können sie nur kleine Exemplare von Tubifex schnappen; bald aber sind sie von den Kontrollarven nicht mehr zu unterscheiden. Ich hielt mehrere dieser Larven unter Kontrolle, bis sie die Umwandlung, die normal verlief, hinter sich hatten. Vorbedingung, damit sich die Larven wiederum ans Fressen gewöhnen, ist aber, dass ihnen lebende Nahrung vorgesetzt wird. Erhalten die Larven nur grosse Stücke (Regenwurmteile) oder gar unbewegliche Nahrung (geschabtes Rindfleisch), und wird letztere nicht vor der Schnauze der Larven hin und her bewegt, so kommt der Schluckmechanismus in den meisten Fällen überhaupt nicht mehr in Gang, und die Larven werden durch fortwährende Hungerwirkung immer mehr geschwächt (nach schriftlicher Mitteilung hat Hartwig die Nahrung nicht vor der Schnauze hin und her bewegt). Sommerlarven, die sich also bereits im Hungerzustande befinden, können die für die Behebung der Schädigungen notwendigen Energien nicht mehr aufbringen und sterben schliesslich mangels Nahrung. Bei diesen Larven genügte meist eine einmalige Tubifexgabe kurz nach der

Geburt, um bei einer folgenden "Reizung" die Schädigungen auszumerzen. Der Grund, weshalb die " Reizversuche ", die HARTWIG an gefütterten Larven ausführte, stets misslangen, ist im Umstand zu suchen, dass diese Larven durch ihre vorherige Nahrungsaufnahme Energien zugeführt erhielten, welche ihnen eine vollständige Behebung der Schäden ermöglichten.

Die eigentümliche Feststellung von HARTWIG, dass seine Hitzetiere trotz Nahrungsaufnahme (!) an Länge abnehmen, erachte ich somit als abgeklärt: Die Hitzetiere erleiden Schädigungen in Temperaturen von 27°—30° C und sind dadurch nicht mehr im Stande, Nahrung aufzunehmen. Die Larven, welche HARTWIG nur kurze Zeit in erhöhter Temperatur hielt, konnten, vor allem infolge ungeeigneter Nahrung, oder vielleicht, weil er mit Sommerlarven experimentierte, keine Nahrung aufnehmen. Bei der Beurteilung der Versuche HARTWIG's macht sich besonders der Mangel einer Unterteilung des Larvenstadiums III (KUHN) geltend.

Die Annahme von HARTWIG, dass die Speicherschilddrüse eine Folge erhöhter Temperatur ist und nichts zu tun hat mit dem Hungern der Larven, konnte ich also widerlegen. Unabgeklärt bei den Versuchen von HARTWIG ist das Verhalten der Schilddrüse seiner "Kältetiere". Da meine Beobachtungen an mehreren Larven gemacht wurden und stets das gleiche von HARTWIG's Befunden abweichende Ergebnis ergaben, komme ich zu folgender Hypothese über das Verhalten der Schilddrüse bei verschiedenen Temperaturen: Speicherschilddrüse und Entwicklungshemmung der Larven sind vor allem eine Hungerwirkung. Erhöhte Temperatur kann allerdings die chromophoben Vakuolen rascher zum Verschwinden bringen. Je tiefer die Temperaturen sind, um so langsamer verschwinden die chromophoben Vakuolen, und in Temperaturen von 0°—5° C sind ihre Anzahl und ihre Grösse trotz Hunger kaum mehr zu verändern.

Für unsere Betrachtungsweise ist neben dieser Richtigstellung der Versuche HARTWIG's noch folgende aus unseren Versuchen ersichtliche Tatsache von Wichtigkeit: Das gleiche Verhalten der Winterlarven und der extrauterinen Kältelarven (solange Dotter vorhanden ist), sowie der Sommerlarven und der extrauterinen Hungerlarven (15°—20° C) zeigt in Bezug auf die Schilddrüse wiederum recht deutlich die weitgehende Unabhängigkeit der Larven von *S. sal.* vom mütterlichen Körper.

E. Die Schilddrüse vom Momente der Geburt der Larven bis nach der Umwandlung.

a) *Larvale Periode.*

Mit der Ablage der Larven ins Wasser setzt eine neue Wachstumsperiode der Schilddrüse ein. Ihre Lage bleibt allerdings während der Larvenperiode mit wenigen Ausnahmen unverändert. Bei einigen Tieren kann die Hauptmasse des Schilddrüsenkomplexes nicht mehr lateral vom M. cerato-hypobranchialis, sondern mehr lateral vom Muskelstrang M. abdomino-hyoideus — M. sternohyoideus liegen.

Die Follikel vergrössern sich beträchtlich durch zahlreiche mitotische Zellteilungen. Durch Verschmelzung von Primärfollikeln können ebenfalls grosse, aber unregelmässig geformte Follikel (Sekundärfollikel) entstehen. Aus embryonalen Zellen, die überall zwischen den Follikeln zerstreut liegen, bilden sich fortwährend neue Primärfollikel. Das Follikelkolloid färbt sich bei den jungen Wasserlarven vorwiegend blau. Am Rande dieses chromophilen Kolloides sind chromophobe Vakuolen anzutreffen, die aber, verglichen mit der färbbaren Kolloidmasse, einen immer geringeren Anteil des Follikellumens ausmachen. Die Epithelzellen besitzen meist kubische Gestalt, doch sind sogar zylindrische Epithelzellen nicht selten. Die Kerne passen sich weitgehend der Zellform an. Diejenigen der flachen Epithelzellen haben ihre Hauptachse in tangentialer Richtung, während die Kerne der zylindrischen Zellen meist radial gestellt sind. Die Kerne der kubischen Zellen sind vorwiegend kugelig. Alle liegen im basalen Teile der Zellen. Das Zellplasma ist feinkörnig; es wird mitunter von chromophilem oder chromophobem Material etwas verdrängt. Oefters wölbt sich die apikale Zellwand kuppelartig in das Follikellumen vor. Die Interzellulargrenzen sind besonders bei den kubischen und zylindrischen Zellen sichtbar. In dieser Periode der Vergrösserung der Follikel und ihrer Füllung mit Kolloid herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung — Abgabe von Kolloid ins Follikellumen — vor (Aleschin, 1936). Nach 3—4 wöchigem Aufenthalt der Tiere in Wasser von 20° C besitzt die Thyreoidea eine beträchtliche Grösse. Mitosen werden seltener, und auch die Zahl der intra-

follikulären chromophoben Vakuolen nimmt ab. Das Kolloid füllt die Follikel prall aus und färbt sich vor allem in den zentralen Partien violett — rot — orange. Die Epithelzellen sind flach bis kubisch, und die Zellgrenzen sind an vielen Stellen undeutlich oder überhaupt nicht mehr sichtbar. Obschon Kolloidvakuolen keineswegs völlig fehlen (bei einigen Larven können sie sogar auffallend zahlreich sein), repräsentiert die Schilddrüse doch eher den Speichertyp. Für etwelche Abweichungen des Verhaltens der Schilddrüse während der larvalen Periode dürfte die Ernährungsintensität weitgehend verantwortlich sein.

Einige Tage vor der Praemetamorphose erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Die Zahl der chromophoben Vakuolen nimmt zu, ohne dass aber in den grossen Follikeln vorerst ein merklicher Verlust an färbbarem Kolloid festgestellt werden könnte. Die Färbbarkeit des Kolloides beginnt sich zu verändern. Bei einigen Larven sind nur noch zentrale Partien des Kolloides violettrot gefärbt, und das Kolloid gibt deshalb den Eindruck der Dünnflüssigkeit. Das Kolloid der kleinsten Follikel kann sogar vollkommen blau sein. Andere Larven im gleichen Stadium besitzen dagegen noch eher dickflüssiges Kolloid. Alle Zellarten, von der ganz flachen Zelle mit tangentialem Kern bis zur typischen Zylinderzelle mit radial gestelltem Kern sind vorhanden. Den Hauptanteil bilden aber die flachen und die kubischen Zellen. Das Zellplasma ist körnig. In der apikalen Zone der grösseren Zellen liegen mitunter chromophobe Bezirke (Andersson-Vakuolen). In einzelnen dieser Zellen sind ebenfalls apikal chromophile, blau sich färbende Kolloidtröpfchen zu finden. Sie sind meist von einem hellen Hofe umgeben (Abb. 40). Die chromophoben Kolloid- oder Randvakuolen werden öfters gefunden. Die Anwesenheit von intrazellulären chromophoben Vakuolen und färbbaren Kolloidtröpfchen, sowie die Menge der Kolloid- oder Randvakuolen sind nach der Ansicht der meisten Autoren ein Massstab für die Intensität der Evakuierung des Lumenkolloides. Da, wie bereits beschrieben, diese Merkmale kurz vor der Praemetamorphose im Schilddrüsenbild auftreten, muss auf die beginnende verstärkte Ausschüttung des gespeicherten Kolloides geschlossen werden. Die zentrifugale Sekretionsrichtung — Abgabe des gespeicherten Kolloides in die Lymph- und Blutbahn — beginnt an Intensität zuzunehmen (Aleschin, 1936).

Hartwig (1936) untersuchte das Verhalten der Schilddrüse von Larven, die er in verschiedenen Wassertemperaturen hielt. Er glaubt, den eindeutigen Nachweis einer Beeinflussung der Schilddrüsenentwicklung durch die Umgebungstemperatur erbracht zu haben. Da seine Beweisführung prinzipielle Ungenauigkeiten aufweist, gehe ich näher auf seine Versuche und Schlussfolgerungen ein. Nach Hartwig ist nicht nur die Grösse der Schilddrüse, sondern

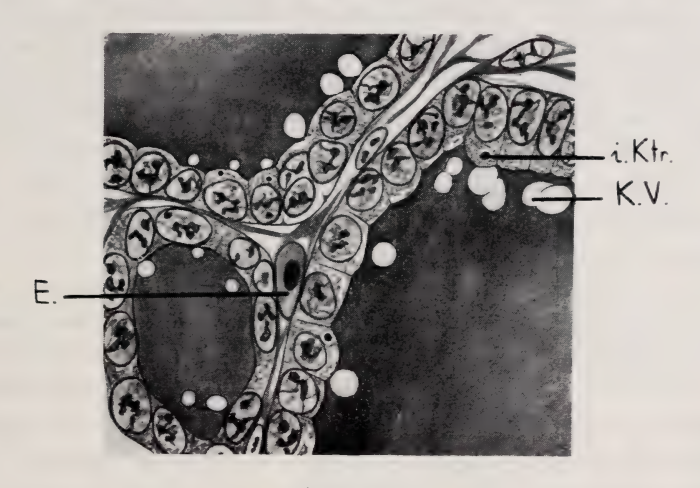


Abb. 40.

Ausschnitt aus der Schilddrüse einer Larve von *S. sal.* M. 140, Larvenlänge: 61 mm, ca. Stadium —25 bis —20, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

auch die Anzahl der Randvakuolen von der Aussentemperatur abhängig. Er untersuchte Larven 28, 51 und 72 Tage nach Versuchsbeginn. Larven in 15°—20° C zeigten optimales Wachstum, während Larven in höheren oder tieferen Temperaturen geringeres Wachstum aufwiesen. In Temperaturen von 25°—30° C und 0°—5° C konnte überhaupt keine Wachstumszunahme festgestellt werden (vergleiche meine diesbezüglichen Untersuchungen Seite 510). 72 Tage nach Versuchsbeginn besitzen die 15°—20° C Larven verglichen mit den übrigen Versuchstieren die grössten Schilddrüsen und die grösste Zahl von Randvakuolen. Die Schilddrüsengrösse und die Anzahl der Randvakuolen sind in höheren Temperaturen geringer, bis schliesslich bei 25°—30° C überhaupt keine Vakuolen mehr im Kolloid anzutreffen sind und die Grösse der Schilddrüse larvale Ausmasse einnimmt. Nach Hartwig spielt

sich in tieferen Temperaturen ein ähnliches Phänomen ab. Bei den extremen "Kältetieren" (0°—5° C) verschwindet dazu noch das Lumenkolloid. Beim Vergleich dieser Schilddrüsenbilder ist aber HARTWIG ein grosser Fehler unterlaufen, indem er vollkommen ungleichwertiges Material benutzte. Die Larve mit optimalem Wachstum, welche Abb. 5*d* (HARTWIG) lieferte und den Schilddrüsenzustand nach 72 Tagen darstellen soll, stand z. B. in voller Metamorphose (ca. Stadium 0). Die Schilddrüse besitzt aus d i e s e m G r u n d e eine Höchstzahl von chromophoben Vakuolen und nicht allein, weil sich die Larve in Wasser von 15°—20° C aufhielt. Auch "Larven" in höheren und tieferen Temperaturen haben in diesem Metamorphosestadium sehr viele Kolloidvakuolen. Abbildung 5*c* (HARTWIG) scheint ebenfalls von einer "Larve" zu stammen, welche sich im Momente der Fixierung in Metamorphose befand.

Nach unseren Untersuchungen vermag die Aussentemperatur wirklich den funktionellen Zustand der Schilddrüse zu beeinflussen. Die Beeinflussung betrifft vor allem die Rand- oder Kolloidvakuolen. Bei 15°—20° C ist, verglichen mit gleichen Larvenstadien in anderen Temperaturen, eine Höchstzahl vorhanden. In höheren Temperaturen ist die Anzahl geringer, während in tieferen Temperaturen die Anzahl der Randvakuolen nur wenig abnimmt oder sogar gleich bleibt. Das Verhalten der extremen Kälte- und Hitzetiere habe ich Seite 512 eingehend besprochen.

HARTWIG fand bei seinen Larven je nach der Aufzuchttemperatur eine mehr oder weniger schnelle sukzessive Zu- oder Abnahme der Kolloidvakuolen mit dem Alter der Larven. Ich untersuchte besonders eingehend die Schilddrüse von Larven, die ich in Temperaturen von ca. 20° C hielt. Die Zahl der Randvakuolen vermehrt sich mit dem Alter der Larven n i c h t gleichmässig. Bei jungen Wasserlarven nehmen die chromophoben Vakuolen an Zahl zu. Nach 3—4 Wochen Wasseraufenthalt macht sich eine rückläufige Tendenz bemerkbar, indem die Randvakuolen an Zahl abnehmen, um aber mit Beginn der Praemetamorphose wie nie zuvor das Schilddrüsenbild zu beherrschen. Beim Vergleich der Schilddrüsen verschiedener Larven, die sich nicht im gleichen Entwicklungsstadium befinden, muss also auf dieses Verhalten der Schilddrüse Rücksicht genommen werden; gleichaltrige Larven dürfen nicht ohne weiteres verglichen werden !

Hartwig versuchte gleichzeitig, durch die Untersuchung der dorsalen Median- und Giftdrüsen sowie der Schleim- und Giftdrüsen der Nasalregion, einen Nachweis für die funktionelle Leistung der Schilddrüse in verschiedenen Temperaturen zu erbringen. Er fand eine vollkommene Parallelität der Schilddrüsengrösse zu der Grösse dieser Drüsen. Schnittzeichnungen und Schemazeichnungen erläutern diese Verhältnisse. Ich erachte aber diese Annahme einer Abhängigkeit des "Giftdrüsenzustandes" der Larven vom funktionellen Zustand der Schilddrüse, speziell bei den untersuchten Wasserlarven, als unrichtig. Kuhn (1933) stellte zwar bei geburtsbereiten Larven nach Thyroxinzufuhr eine Entwicklungsbeschleunigung der Giftdrüsen fest. Nach Kuhn sind aber bei der Hyperthyreoidisierung von Wasserlarven "mit schon vielschichtiger Epidermis" die Median- und Giftdrüsen in ihrer Differenzierung schon so weit fortgeschritten, dass sie vom Hormonreiz nicht mehr getroffen werden (S. 24).

Nach meinen eigenen Untersuchungen hängt die Grösse der Hautdrüsen vor allem von der Wachstumsintensität der Larven ab. Die Wachstumsintensität ist aber nicht allein eine Folge des funktionellen Zustandes der Schilddrüse; denn auch schilddrüsenlose Larven entwickeln sich weiter, wenn auch langsamer. Weil das Wachstumsoptimum bei 15°—20° C liegt, besitzen solche Larven sowohl die grössten "Giftdrüsen" als auch die grössten Schilddrüsen.

Bekanntlich vermag das thyreotrope Hypophysenvorderlappenhormon den Entleerungsmechanismus der Schilddrüse in Betrieb zu setzen. Kuhn (1933) stellte sich nun die Frage, von welchem Entwicklungsmomente an die Menge des eigenen Schilddrüsenkolloides der Larven die Umwandlung bewerkstelligen könne. Er brachte durch Injektionen von Th. H. V. L. Hormon die Schilddrüsen verschiedener Larvenstadien zur Entleerung und kommt zum Ergebnis, dass 3 Wochen alte Wasserlarven bei einer Länge von etwa 3,8 cm und mit typischen Speicherschilddrüsen sich mit ihrem eigenen Schilddrüsenkolloid umwandeln können.

b) *Praemetamorphose.*

Der kurz vor der Praemetamorphose beginnende Aktivierungsprozess der Schilddrüse, wie ich ihn auf Seite 514 beschrieben habe

(siehe Abb. 40), steigert sich während der Praemetamorphose allmählich. Die Blutzufuhr der Drüsen bleibt mässig, aber Mitosen sind ziemlich zahlreich anzutreffen. Mit Beginn der Metamorphose, also auf Stadium —5, hat die Schilddrüse folgenden Zustand erreicht (Abb. 41): Die grösseren Follikel sind meist immer noch prall mit Kolloid gefüllt, während die kleinen Follikel bereits weniger Lumenkolloid enthalten. Die Färbbarkeit des Kolloides schwankt immer noch sehr stark. Bei allen Larven färbt sich aber die periphere Zone des gespeicherten Kolloides blau. Die Randvakuolen sind weiterhin zahlreicher geworden. Der Plasmagehalt der Zellen hat während der Praemetamorphose zugenommen, so dass auf Stadium —5 die Zellen vorwiegend kubische Gestalt besitzen. Die Zellgrenzen sind meist sichtbar. Chromophobe Bezirke beherrschen die Zellstruktur. Sie liegen fast immer im apikalen Teile der Zellen und sind mannigfaltig gestaltet. Oefters schmiegen sie sich bandförmig der apikal gerichteten Fläche des Zellkernes an. Intrazelluläre chromophile Kolloidtröpfchen befinden sich ebenfalls im apikalen Gebiete vieler Epithelzellen. Sie sind meist von einem hellen Hofe umgeben. Mitunter sieht man an der Peripherie dieser Kolloidtröpfchen eine oder zwei chromophobe Vakuolen. Die Versorgung der Schilddrüse mit Blut ist gegenüber den eigentlichen Praemetamorphosestadien gesteigert.

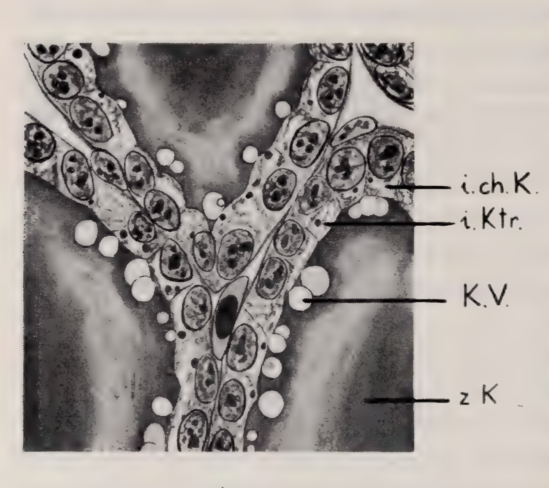


Abb. 41.

Ausschnitt aus der Schilddrüse des Praemetamorphosestadiums —5 von *S. sal.* M 23, Länge: 64 mm, Susa-Azan, 9 μ. Vergr. 545-fach.

c) *Metamorphose.*

Ungefähr mit Stadium —6 beginnt eine Beschleunigung der Kolloidentleerung der Schilddrüsenfollikel, welche ca. bis Stadium

0 unvermindert andauert. Das Follikelkolloid wird dünnflüssiger und färbt sich vorwiegend blau bis violett. Die Menge dieses gespeicherten Kolloides nimmt sukzessive ab, so dass auf Stadium 0 bis +1 die kleinen und mittleren Follikel meist vollständig entleert sind. Die gegenüberliegenden Wände kollabieren, oder das Follikelinnere ist mit chromophoben Vakuolen angefüllt (schaumiges Aussehen). Die grösseren Follikel besitzen ebenfalls bedeutend weniger Kolloid; doch kommt es bei diesen nicht zu einer vollständigen Entleerung. Es wird schätzungsweise höchstens die Hälfte entleert. Die Anzahl der Randvakuolen hat in diesen grossen Follikeln gegenüber Stadium —5 nur wenig zugenommen. Die Kolloid- oder Randvakuolen stehen in einigen Follikeln deutlich mit den Epithelzellen in Verbindung (nach Uhlenhuth (1927): "kommunizierende Vakuolen"). Die grössten Veränderungen spielen sich (abgesehen von der Abnahme des Kolloides) innerhalb des Follikelepithels ab. Auf Stadium 0 herrschen die zylindrischen Zellen vor (Abb. 42). Das Plasma hat nämlich beträchtlich an Menge zugenommen, so dass auf Stadium 0 nicht mehr das gespeicherte Kolloid, sondern das Zellplasma im Schilddrüsenbild überwiegt. Das Plasma ist fein- bis grobkörnig. Die intrazellulären Vakuolen (Andersson —Vakuolen) haben gegenüber Stadium —5 beträchtlich abgenommen. Die noch vorhandenen Vakuolen sind unregelmässig innerhalb der Zellen verteilt. Vorwiegend im apikalen Felde des Follikelepithels liegen kleinere und grössere sich blau färbende Kolloidtröpfchen. Mitunter sind sie von einem hellen Hofe umgeben oder besitzen peripher kleine chromophobe Vakuolen (Randvakuolen). In dieser Periode der gesteigerten Abgabe von

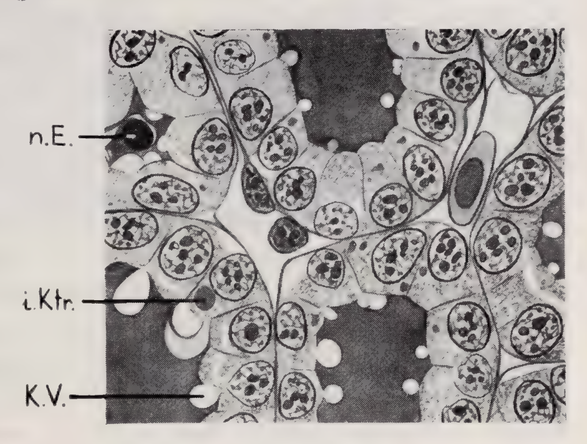


Abb. 42.

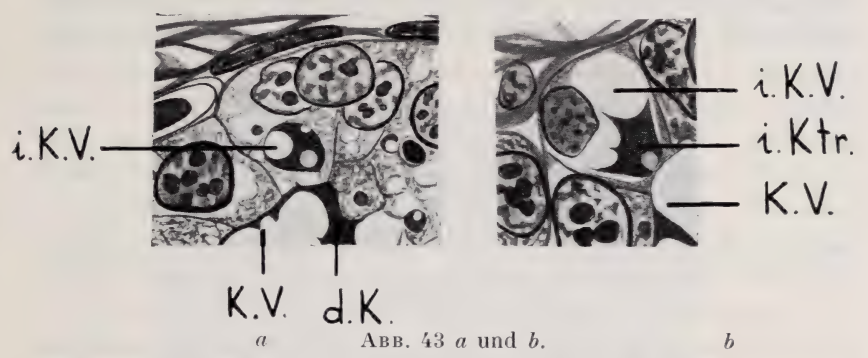
Ausschnitt aus der Schilddrüse des Metamorphosestadiums 0 von *S. sal.* M 15, Länge: 56 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

Schilddrüsenkolloid nimmt die Zahl der Mitosen fortwährend ab, und auf Stadium 0 ist nur noch selten eine solche anzutreffen. Die Kerne liegen stets basal und sind meist kugelig. Die Blutzufuhr der Schilddrüse ist während dieser metamorphotischen Periode intensiv. Oefters scheint die Schilddrüsenkapsel ein Teil der Jugularvenenwandung zu sein, so dass der gesamte Blutstrom dieses Gefässes die Follikel umspült. Uhlenhuth (1927) machte die gleiche Beobachtung an *Ambystoma opacum.*

Auf Stadium 0 bis +3 sind die Zwischenräume zwischen den Follikeln meist beträchtlich, was auf die "Schrumpfung" der Follikel infolge des geringeren Kolloidgehaltes zurückzuführen ist. Die Follikel sind verschieden gestaltet. Sternformen, wie sie Uhlenhuth bei *Ambystoma opacum* als besonders typisch feststellen konnte, sind bei *S. sal.* selten anzutreffen. Höchstens grosse Follikel, welche durch Verschmelzung von Primärfollikeln entstanden sind (Sekundärfollikel) und deshalb bereits im Speicherzustande kuppenartige Vorsprünge besitzen, können bei der Entleerung dieser "Teilfollikel" sternartiges Aussehen annehmen. Bei *S. sal.* ist aber die Bildung von Sekundärfollikeln im Gegensatz zu *Ambystoma opacum* gering, so dass die Follikel meist regelmässig gestaltet sind und bei der Kolloidausschüttung ihre Form nur wenig verändern, wohl aber ihre Grösse.

Von Stadium +1 bis Stadium +3 verändert sich die Struktur der Schilddrüse nur geringfügig. Eine weitere Abnahme des Lumenkolloides konnte ich nicht eindeutig feststellen, so dass auf eine bedeutend geringere Kolloidabgabe geschlossen werden muss. Die Zahl der intrazellulären chromophoben Vakuolen hat in einzelnen Zellen von neuem zugenommen. Besonders auffallend ist aber der grosse Reichtum des Follikelepithels an chromophilem Kolloidmaterial. Diese Kolloidtröpfchen sind von verschiedener Grösse und färben sich vorwiegend blau, selten rötlich. Sie sind meist von einer chromophoben Zone umgeben und liegen im apikalen Teile der Zellen, mitunter seitlich von den Zellkernen, selten basal. Die grösseren Tröpfchen oder Tropfen sind an der Peripherie mit chromophoben Vakuolen von verschiedener Grösse und Zahl durchsetzt, so dass gelegentlich dieses intrazelluläre chromophile Kolloid einer schaumigen Masse gleicht (Abb. 43 a und b). Wir sehen, dass sich innerhalb einiger Follikelzellen derselbe Prozess wie im Follikellumen abspielt (Vakuolisation des Kolloides).

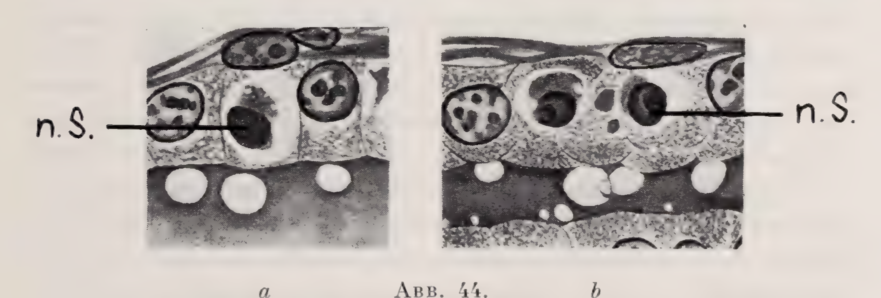
Uhlenhuth (1927) beobachtete bei *Ambystoma opacum* ebenfalls vereinzelt kleine chromophobe Vakuolen am Rande des intrazellulären chromophilen Kolloides. Da er offenbar nur selten solche vakuolisierte Tropfen fand, schenkte er dieser Erscheinung keine



a Abb. 43 *a* und *b*. *b*

Ausschnitte aus Follikeln der Schilddrüse von *S. sal.* M 28, Metamorphosestadium +1. Länge: 66 mm, 9 μ, Zenker-Azan. Vergr. 810-fach.

weitere Bachtung. Aleschin (1936) konnte bei seinen eingehenden Untersuchungen der Schilddrüse von *Rana temporaria* auf Stadium 2 (Aleschin) besonders häufig intrazelluläre Kolloid-



a Abb. 44. *b*

Ausschnitte aus Follikeln der Schilddrüse von *S. sal.*
a) Metamorphosestadium + ½ (Länge: 68 mm).
b) Metamorphosestadium + 1½ (Länge: 65 mm).
9 μ, Susa-Azan. Vergr. 820-fach.

tröpfchen mit starker Vakuolisation feststellen (siehe Abb. 4: Aleschin). Bei *S. sal.* kann die Vakuolisation einzelner Kolloidtröpfchen mitunter bereits von Stadium —5 bis 0, also zur Zeit der gesteigerten Entleerung der Schilddrüsenfollikel gesehen werden. Aber erst auf Stadium +1 bis +3, also im Momente der geringeren

Kolloidabgabe, konnte ich eine besonders typische Vakuolisation des intrazellulären Kolloides feststellen.

Veränderungen im Follikelepithel lassen den Zerfall einzelner Zellen erkennen (Abb. 44a und b). Mitunter liegt nämlich inmitten einer grossen chromophoben Vakuole an Stelle des Zellkernes ein sich mit Azan homogen rot färbender Tropfen (Abb. 44 a). Dieser nukleären Substanz ist meist eine sich blau färbende Masse angelagert (chromophiles Kolloid), welche häufig durch das Vorhandensein einer mehr oder weniger grossen Zahl kleiner Vakuolen schaumigen Charakter aufweist. Oefters ist diesem nukleären Tropfen noch ein sich färberisch gleich verhaltender kleiner Tropfen aufgepfropft (Abb. 44 b). In mehreren anderen Geweben können ähnlich sich auflösende Zellen beobachtet werden. Ich konnte nicht feststellen, dass solche zerfallende Zellen ins Follikellumen abgestossen werden. Innerhalb des Lumenkolloides fand ich allerdings vereinzelt schon bei den geburtsbereiten Larven sich homogen rot färbende Tropfen, welche sich vom blauen Kolloide scharf abheben. Da sich diese Tropfen ebenfalls mit Haemalaun färben lassen, muss auf ihre nukleäre Herkunft geschlossen werden (ev. Reste von Epithelzellen oder eingeschlossene Erythrocyten). Späte Larvenstadien, Umwandlungsstadien und adulte Salamander besitzen Schilddrüsen, in deren Kolloid solche nukleären Tropfen nicht selten anzutreffen sind (siehe Abb. 42).

Mit Stadium +3 bis +4 beginnen die Follikel wieder langsam an Umfang zuzunehmen (Uhlenhuth (1927): "Wiederfüllung der Follikel"). Die intrazellulären chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) vermehren sich. Sie befinden sich vorwiegend apikal; doch werden sie öfters auch auf der Seite der Kerne oder zwischen Kern und Basalmembran gefunden. Mitunter liegen sie sogar in interzellulären Gängen. Intrazelluläres chromophiles Kolloid ist in vielen Follikelzellen anzutreffen, die Tröpfchengrösse ist aber eher gering. Die Apikalmembran der Follikelzellen erscheint stellenweise unscharf. Auf Stadium +7 hat der Plasmagehalt der Epithelzellen bereits merklich ab-, der Kolloidgehalt beträchtlich zugenommen. Das neu gebildete Lumenkolloid färbt sich blau.

Auf Stadium +10 sind einzelne Follikel mit sich vorwiegend rot färbendem Kolloid gefüllt und besitzen nur wenige Randvakuolen. Die Färbbarkeit des Kolloides schwankt aber bei Tieren vom gleichen Stadium sehr stark. Das Follikelepithel ist kubisch

bis flach. Das Plasma ist wie bei den vorausgehenden Stadien granuliert, und chromophobe Bezirke sind immer noch zahlreich. Intrazelluläre Kolloidtröpfchen finden sich ebenfalls häufig vor. Sie färben sich blau; vakuolisierte Tröpfchen sind höchst selten. Zellgrenzen lassen sich nicht mehr überall unterscheiden (Abb. 45). Die Versorgung der Schilddrüse mit Blut ist in dieser Periode der

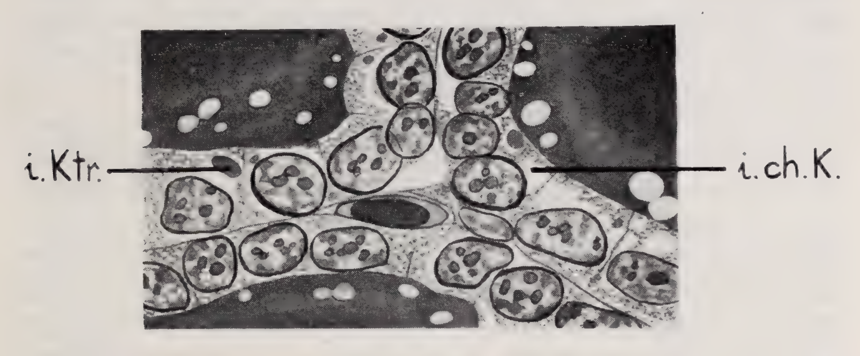


ABB. 45.

Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 11, Metamorphosestadium +10. Länge: 57 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 815-fach.

"Wiederfüllung" fast bei allen untersuchten Tieren gut. Entgegen der Beobachtung von KUHN (1933) S. 31: "Kolloidvakuolen fehlen in den ersten Stadien nach der Funktionsphase völlig", konnte ich bei den von mir untersuchten Salamandern stets Kolloidvakuolen feststellen.

Gegen Ende der Metamorphose kommt infolge der Atrophie des M. cerato-hypobranchialis auch der kaudale Schilddrüsenkomplex lateral vom Muskelstrang M. abdominohyoideus— M. sternohyoideus zu liegen und nimmt ovoide Gestalt an. Die Schilddrüse ist etwas nach hinten verlagert, und der kaudale Teil wird auf der Ventralseite vom anterioren Ende des Korakoidknorpels bedeckt. Erst viel später tritt die Schilddrüse mit dem M. genio-hyoideus in innige Beziehung, indem einzelne Muskelfibrillen an der Bindegewebskapsel der Schilddrüse inserieren. Genaue Angaben über die Topographie der Schilddrüse bei adulten Feuersalamandern finden sich bei DRÜNER (1902) und FRANCIS (1935). Die Blutversorgung der Schilddrüse ändert sich während der Umwandlung ebenfalls nur geringfügig. Sie ist vorwiegend venös

und entstammt der V. thyreoidea advehens (Drüner). Francis (1935) hat bei seinen adulten Salamandern stets eine Gefässverbindung zwischen Carotis externa und Schilddrüse gefunden, und er nimmt an, dass die Schilddrüse durch dieses arterielle Gefäss ernährt wird. Seite 189 schreibt er "the thyroid artery — a short but fairly broad vessel which breaks up immediately within the gland into a rich network". Bei meinen adulten Salamandern aus der Gegend um Reigoldswil konnte ich selten ein solches arterielles Gefäss einwandfrei feststellen. Stets war aber die venöse "Berieselungsanlage" der Schilddrüse gut sichtbar.

Das Verhalten der Schilddrüse der Urodelen während ihrer Umwandlung ist besonders eingehend von Uhlenhuth (1927): *Ambystoma opacum* und Grant (1931/1932): *Ambystoma opacum* und *Ambystoma jeffersonianum*, untersucht worden. Hirsch (1928-1929): *Triton taeniatus*, und Kuhn (1933): *Salamandra salamandra* L. geben bloss oberflächliche Beschreibungen. — Auf einige im Vergleich zu *S. sal.* gleich oder anders lautende Befunde bin ich bereits eingetreten. — Entsprechend dem verschiedenen Tempo des Metamorphoseablaufes bei den einzelnen Arten schwankt auch das Zeitintervall, welches vom Beginn der Aktivierung der Schilddrüse bis zur maximalen Leistungsfähigkeit verstreicht. Uhlenhuth spricht bei den von ihm untersuchten Tieren vom "eruptiven" Charakter der Kolloidentleerung. Bei *Ambystoma opacum* erreicht das Schilddrüsenepithel innerhalb von 24 Stunden den optimalen Sekretionszustand, und die Follikel werden meist vollständig entleert. Grant, welche ebenfalls *Ambystoma opacum* untersuchte, konnte diese eruptive Art der Kolloidentleerung nicht bestätigen; sie fand eine allmähliche Aktivierung, die während der "initial period" beginnt und zur Zeit der 1. Häutung ihren Maximalwert erreicht. Die Follikel entleeren sich nur teilweise. *Ambystoma opacum* scheint also einen grossen Schwankungsbereich im Ablaufe der Aktivierungsprozesse aufzuweisen. *S. sal.* weist dem gegenüber ein dem zeitlich harmonischen Ablaufe der Umwandlungsmerkmale entsprechendes gleiches Verhalten der Schilddrüse auf. Ungefähr 8 Tage vor der Praemetamorphose wird die Schilddrüse aktiviert. Bis zur Praemetamorphose und während derselben steigert sich die Kolloidabgabe allmählich, ohne dass aber die grösseren Follikel merklich an Lumenkolloid einbüssen. Die eigentliche Ausschüttung des Schilddrüsenkolloides hat also

während dieser Periode noch gar nicht richtig eingesetzt. Dies wird auch die Ursache sein, weshalb die Tiere während der Praemetamorphose nur geringe Veränderungen erfahren. Erst mit Beginn der Metamorphose (Stad. —6 bis—5) bis zu Stadium 0 bis +1, also innerhalb ca. 6 Tagen, nimmt das Follikelkolloid merklich ab. Eine vollständige Kolloidentleerung konnte ich bei keinem untersuchten Tiere feststellen. Stets bleibt in den grösseren Follikeln ein kleinerer oder grösserer Teil des Kolloides zurück. In dieser Beziehung entsprechen meine Befunde bei *S. sal.* eher denjenigen von Grant an *Ambystoma opacum* und *jeffersonianum*. Auf Stadium +3 oder +4 beginnen sich die Follikel wiederum mit Kolloid anzufüllen, und mit Beginn der Postmetamorphose (ca. Stad. +11) sind die meisten Follikel gefüllt.

Aleschin (1936) fand bei *Rana temporaria* ebenfalls eine allmähliche Aktivierung der Schilddrüse, welche schon "um die Mitte des larvalen Lebens" (S. 29) beginnt. Die maximale Kolloidausschüttung findet auf Stadium 2 (Aleschin) statt, zu Beginn der Metamorphose, im Momente, in dem "die einzige metamorphische Erscheinung der Beginn der Kiemenresorption und das verstärkte Wachstum der Vorderextremitäten" ist. (Die vorderen Extremitäten sind noch nicht aus den Kiementaschen herausgetreten). Während der Resorption des Schwanzes füllen sich die Follikel bereits wieder mit Kolloid.

Uhlenhuth, Grant und Aleschin sind sich darüber einig, dass das Lumenkolloid entweder kurz vor Beginn oder zu Beginn der Metamorphose entleert wird, und dass sich die Follikel noch während der Metamorphose füllen oder zu füllen beginnen. Das Verhalten der Schilddrüse bei *S. sal.* entspricht diesen Befunden. Besonders Aleschin (1935) hat darauf hingewiesen, dass die Schilddrüse an den grossen Resorptionsprozessen meist nicht mehr aktiv beteiligt ist.

d) *Postmetamorphose.*

Der Zustand der Schilddrüse verändert sich während der ersten Tage der Postmetamorphose nur geringfügig. Die Struktur des Follikelepithels bleibt im Grossen und Ganzen gleich. Die Follikel füllen sich aber weiterhin mit Kolloid. Der junge Salamander M 8 auf Stadium +22, der sich gerade gehäutet hat, zeigt z. B. folgendes Schilddrüsenbild: Die Follikel sind prall mit Kolloid von vorwiegend

blauer Färbbarkeit gefüllt. Randständig sind überall chromophobe Vakuolen anzutreffen. Eine vermehrte Zahl chromophober Vakuolen in einzelnen Follikeln lässt auf die verschieden starke Aktivität der Follikel schliessen. Das Follikelepithel ist meist kubisch. Intrazelluläre chromophobe Bezirke sowie chromophile Kolloidtröpfchen sind häufig. Die Mehrzahl der Follikel scheint sich im Speicherzustande zu befinden. Der teilweise aktive Zustand einzelner Follikel könnte mit der Häutung im Zusammenhange stehen. Spezielle Untersuchungen über das Verhalten der Schilddrüse während der Häutung machte ich nicht; denn bei der schnellen Folge der Häutungen in dieser Lebensperiode müsste eine grosse Zahl von Tieren verwertet werden, um die individuellen Schwankungen der Schilddrüsen bei den einzelnen Tieren auszuschalten. Eggert (1935) fand bei Eidechsen Beziehungen zwischen dem Zustande der Schilddrüse und dem der Haut. Neuerdings konnte Meisenheimer (1936) bei *Rana temporaria* ebenfalls eine Beziehung der Schilddrüse zur Häutung feststellen: "Sie äussert sich darin, dass einige Zeit vor der Häutung die Schilddrüse ihre Tätigkeit allmählich herabsetzt, um während der Häutung fast völlig funktionslos zu sein. Nach der Häutung erreicht die Schilddrüse bald wieder ihre hohe Aktivität" (S. 296).

Bei den Larven von *S. sal.* kann jederzeit durch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz oder durch Injektion von Thyroxin (Kuhn 1933), verbunden mit der Umwandlung dieser Larven, die Verhornung der Epidermis bewirkt werden. Die Verhornungsintensität ist weitgehend proportional der zugeführten Hormonmenge. Die ausgewachsenen Salamander, denen ich thyreotropes Hypophysenvorderlappenhormon (Schering und Kahlbaum A.G. Berlin) oder Elityran (I.G. Farbenindustrie) injizierte, zeigten gegenüber den Kontrolltieren eine vermehrte Anzahl von Häutungen. Es besteht also auch bei *S. sal.* eine Beziehung zwischen Schilddrüsenhormon und Häutung. Interessant ist das Verhalten der Schilddrüse während der Umwandlung in Bezug auf die Zahl der Häutungen. Erst zur Zeit der grössten Aktivität der Schilddrüse (Stad. 0) wird zum ersten Male die verhornte obere Hautschicht abgestreift. Auf Stadium +1 bis +3 nimmt aber die Kolloidentleerung bereits wieder ab, und in den folgenden Tagen herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung vor mit einer bestimmt nur geringen Kolloidabgabe an den Körper. Trotzdem folgen bis

Stadium +10 3 weitere Häutungen (Metamorphosehäutungen: siehe S. 468). Das Häutungsintervall nimmt nun bis Stadium +20 bis +25 sukzessive zu, um dann von diesen Stadien an ungefähr gleich zu bleiben (5—8 Tage), gleichgültig ob die Salamander noch einige Zeit ohne Nahrung gelassen werden. Ein 1½ jähriger Salamander meiner Zuchten streift immer noch jede Woche seine verhornte obere Hautschicht ab.

Als Folge der Injektionen mit thyreotropem H. V. L. Hormon oder mit Elityran konnte ich bei adulten Feuersalamandern nach kürzerer oder längerer Zeit "Stelzenstellung" beobachten. Die Vorder- und die Hinterbeine stellten sich senkrecht nach unten, so dass der Rumpf einen deutlichen Abstand von der Unterlage aufwies. Der Schwanz konnte ebenfalls von der Unterlage gehoben werden und sich leicht einringeln. Dieses Verhalten wird in der Tierpsychologie mit Stelzenstellung bezeichnet. Eine parallele Erscheinung findet während der Metamorphose zur Zeit der 1. Häutung statt. Vor dieser Periode vermögen die Tiere, wenn sie an Land gebracht werden, sich nur mühsam vorwärts zu bewegen. Fast "nach jedem Schritt" fallen sie mit dem Körper auf die Unterlage, denn die Beine sind noch zu schwach um denselben längere Zeit zu tragen. Schon aus diesem Grunde können die "Larven" vor der 1. Häutung das Wasser normalerweise kaum verlassen. Bekanntlich hängen die Skelettentwicklung und die Verknöcherungsprozesse in hohem Grade vom Schilddrüsenhormon ab. Die gesteigerte Kolloidabgabe zu Beginn der Metamorphose hat wahrscheinlich eine Erstarkung des Skelettes zur Folge, so dass bereits von Stadium 0 an die Tiere im Stande sind, ihren Rumpf mit Hilfe der Gliedmassen von der Unterlage zu heben. Die Gewichtsabnahme der Tiere in dieser Periode trägt natürlich ebenfalls hiezu bei. Die Stelzenstellung der adulten Salamander nach Hyperthyreoidisation könnte also nicht allein als Folge nervöser Einwirkung, sondern auch als Folge der Erstarkung der Gliedmassen zu denken sein.

Das Verhalten der Schilddrüse der Postmetamorphosestadien bei fortgesetztem Hunger interessierte mich besonders im Vergleich mit den entsprechenden Hungerversuchen an geburtsbereiten Larven (siehe S. 507). Den jungen Feuersalamander M 71 tötete ich 119 Tage nach der 1. Häutung (Stad. + 119). Das Tier hatte eine Länge von 56 mm und war vollkommen abgemagert. Trotz

Hunger häutete es sich immer noch ungefähr alle 8 Tage. Die "Aufzuchttemperatur" schwankte um 20° C. Die Schilddrüse zeigt folgenden Zustand (Abb. 46): Die Follikel sind prall mit sich vorwiegend rot färbendem Kolloid gefüllt. Nur peripher befindet sich eine schmale, sich blau färbende Zone. Die Färbbarkeit innerhalb der Peripherie des Lumenkolloides ist aber nicht einheitlich, so dass auf eine unregelmässige Konsistenz geschlossen werden muss. Kolloidvakuolen werden spärlich angetroffen, und fast immer erscheinen sie im Schnittbilde bläulich. Das Follikelepithel ist flach, und Zellgrenzen sind höchst selten sichtbar. Der Gehalt der Zellen an Plasma ist gering, meist liegt an dessen Stelle fein- oder grobkörniges chromophiles Material. Die chromophobe Zone zwischen Epithelzelle und Lumenkolloid ist wahrscheinlich auf die Schrumpfung des Kolloides zurückzuführen. Die Apikalmembran der Follikelzellen zeigt infolge des wahrscheinlich durch die Fixierung hervorgerufenen Zurückweichens des Lumenkolloides Risse. Die Schilddrüse repräsentiert den eigentlichen Speicherzustand. Er ist charakterisiert durch dickflüssiges Kolloid, durch fast völliges Fehlen von Kolloidvakuolen und durch flaches Follikelepithel, dessen Plasmagehalt verschwindend klein ist. Wir finden also eine vollständige Parallelität zum Zustande der Schilddrüse der Hungerlarven.

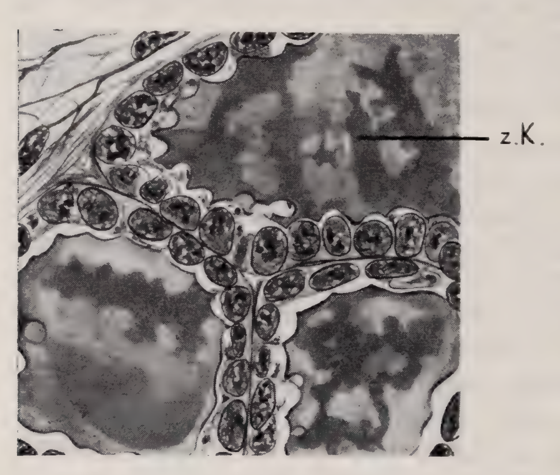


Abb. 46.
Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 71, Postmetamorphosestadium + 119 (Hunger). Länge: 56 mm, 9 μ, Zenker-Azan. Vergr. 545-fach.

e) *Das Verhalten der akzessorischen Schilddrüsen während der Umwandlung.*

Fast alle Tiere, die ich während der Umwandlung untersuchte, besassen akzessorische Schilddrüsen, die je nach ihrer Ontogenese

(Typ I oder Typ II, siehe S. 494) eine verschiedene Lage zeigten. Die Follikelzahl schwankte zwischen 3 und 15. Bei den meisten Stadien konnte ich synchrones Verhalten der akzessorischen Schilddrüsen mit den beiden Hauptdrüsen feststellen. Die Follikel entleerten sich aber selten so stark wie diejenigen der eigentlichen Drüsen. Gelegentlich verblieben sie überhaupt im Speicherzustande, so dass auf Grund ihrer Struktur keineswegs die Umwandlungsperiode des betreffenden Tieres geahnt werden konnte. M 28 auf Stadium +1 hatte z.B. neben einer etwa 15 Follikel umfassenden akzessorischen Schilddrüse (Typ I), welche synchrones Verhalten zeigte, noch eine bloss aus 3 Follikeln bestehende akzessorische Schilddrüse (Typ II), die sich aber vollkommen im Speicherzustande befand. In ihrer Nähe lagen keine Blutgefässe, so dass wahrscheinlich der Impuls zur Aktivierung der Schilddrüse (Hypophysenvorderlappen-Hormon) nicht zu diesen Follikeln gelangen konnte.

Nach KUHN (1925) gilt für die akzessorischen Schilddrüsen bei den Tritonen die Regel, dass sie einige Zeit nach der Metamorphose atrophieren, "indem die Drüsenbläschen immer grösser werden und schliesslich platzen" (S. 493). Ich fand noch bei den ältesten von mir untersuchten Salamandern (4—5 Wochen nach der Metamorphose) akzessorische Schilddrüsen, und es ist nicht ausgeschlossen, dass sie noch längere Zeit nach der Umwandlung erhalten bleiben.

F. Der Vorgang der Kolloidentleerung.

So klar eigentlich die histologische Struktur der Schilddrüse ist, so unklar sind die Vorgänge der Kolloidentleerung. Die meisten Autoren, die sich mit der Schilddrüse näher befassten, versuchten auf Grund der histologischen Bilder den Schleier, der über diesen Prozessen liegt, zu lüften. Die Veränderung der Färbbarkeit des gespeicherten Kolloides von rot zu blau, das Auftreten von chromophoben Vakuolen (Rand- oder Kolloidvakuolen) am Rande dieses Kolloides, die bedeutende Vergrösserung der Follikelzellen und mit ihr einhergehend das Erscheinen von intrazellulären chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) und chromophilen Kolloidtröpfchen zur Zeit der Ausschüttung des gestauten Kolloides, gaben Anlass zur Aufstellung aller möglichen Hypothesen über den Ent-

leerungsvorgang der Schilddrüse. Ich verzichte darauf, auf alle diese Möglichkeiten einzutreten; denn erstens sind einige als überholt zu betrachten und zweitens wurde in allerneuester Zeit diesen Problemen durch v. HAGEN (1936) und ALESCHIN (1935 und 1936) erneute Aufmerksamkeit geschenkt. In beiden Arbeiten ist die diesbezügliche Literatur eingehend besprochen und nach verschiedenen Gesichtspunkten zusammengestellt. Sowohl v. HAGEN (Untersuchungen an der Schilddrüse von *Anguilla vulgaris*) als auch ALESCHIN (Untersuchungen an der Schilddrüse von *Rana temporaria* L.) kommen zu neuen Ergebnissen, die allerdings in mehreren Punkten mit denen früherer Forscher übereinstimmen. Die Vorstellungen der beiden Autoren über den Entleerungsvorgang der Schilddrüse weichen aber grundsätzlich voneinander ab, obschon kaum anzunehmen ist, dass bei *Anguilla vulgaris* und *Rana temporaria* bei ungefähr gleichen Schilddrüsenstrukturen solche Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Strukturelemente und in der Entleerungsart des Kolloides möglich sind.

Nach der Ansicht von v. HAGEN (1936) bilden die Follikelzellen zwei verschiedene Kolloide:

1. Das chromophile Kolloid. Dieses erscheint zuerst als azidophile Substanz am Apex der Follikelzellen und diffundiert durch die Scheitelwand in das Follikellumen. Die Bildung des intrazellulären Kolloides (chromophile Kolloidtröpfchen) ist eine Folge der Zellermüdung. Die Kolloidtröpfchen werden nicht direkt ins Lumen sezerniert.

2. Das chromophobe Kolloid. Dieses wird besonders zur Zeit der gesteigerten Evakuierung des gespeicherten Kolloides innerhalb der Follikelzellen (an der Basis der Zellen) gebildet und ist nicht färbbar. In Form von chromophoben Vakuolen (Andersson-Vakuolen) wird dieses Kolloid sichtbar. Es wird dann ins Follikellumen ausgeschieden, und die Kolloid- oder Randvakuolen sind nichts anderes als diese zweite Kolloidart. v. HAGEN schreibt, dass es ihm gelungen sei, das chromophobe Kolloid zu färben, und er stellt die Bekanntgabe dieser Färbmethode in Aussicht [1]. Unter dem Einfluss

[1] Nach Abschluss dieser Arbeit ist die Publikation erschienen: Fr. VON HAGEN, 1938, *Das chromophile und chromophobe Kolloid im Sekretions- und Resorptionsprozess der normalen und gestörten Schilddrüsenfunktion.* Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, S. 87-130. — VON HAGEN kommt bei der Untersuchung verschiedener Säugerschilddrüsen u. a.

des chromophoben Kolloides wird das chromophile Kolloid in die dünnflüssige Phase überführt (es wird azidophil und färbt sich mit Azan blau) und verlässt in diesem Zustande das Follikellumen durch die Interzellulärspalten. Zu der Annahme dieser Entleerungsart kommt v. HAGEN vor allem auf Grund des Drüsenbildes bei einem ausgewachsenen Aal (v. HAGEN: Fig. 19). Bereits früher fanden HUERTHLE (1894) beim Hund und VRTEL (1931) bei Selachiern die interzelluläre Entleerung des Lumenkolloides.

GRANT (1930/1931), SEVERINGHAUS (1933), ALESCHIN (1935 u. 1936) u.a. versuchten auf experimentellem Wege den Vorgängen in der Schilddrüse näher zu kommen, indem sie ihren Versuchstieren thyreotropes Hormon des Hypophysenvorderlappens injizierten. Dieses Hormon hat bekanntlich eine besonders intensive Kolloidentleerung zur Folge, wie sie während der Metamorphose nie erreicht wird. Die für die Metamorphose typischen Veränderungen der Schilddrüse treten stärker in Erscheinung und geben ein übersichtlicheres Bild der Kolloidentleerung. Alle diese Autoren konnten bei den von ihnen untersuchten Tieren (Amphibien, Vögel und Säugetiere) keine interzelluläre Kolloidentleerung feststellen, und sie nehmen deshalb eine transzelluläre an.

ALESCHIN (1936) hat von allen Autoren am eingehendsten die Vorgänge der Schilddrüse *(Rana temporaria)* untersucht. Er gelangt zu folgender Vorstellung: Bei der Schilddrüsentätigkeit müssen 2 Phasen unterschieden werden:

1. Die Phase der Ausarbeitung und der Ansammlung des Kolloides (zentripetal gerichtete Sekretionsphase).

2. Die Phase der Entleerung des angesammelten Kolloides (zentrifugal gerichtete Sekretionsphase).

---

zum Schluss, dass die Follikelzellen das chromophile Kolloid im basophilen Zustand ins Follikellumen abscheiden. Dieser Befund widerspricht meinen Untersuchungen bei *S. sal.* Bei dieser Form konnte basophiles Kolloid erst bei den „Sommerlarven" und bei den eigentlichen Wasserlarven festgestellt werden. Ich bin deshalb der Ansicht, dass wenigstens bei *S. sal.* das chromophile Kolloid im dünnflüssigen, azidophilen Zustande ins Follikellumen abgegeben wird und früher oder später in den dickflüssigen, basophilen Zustand übergehen kann.

Neuerdings beschäftigt sich Kitty PONSE ebenfalls mit dem „Mechanismus" der Schilddrüsenexkretion: *Histophysiologie de l'activation thyroïdienne*, Revue Suisse de Zoologie, Tome 45, 1938, S. 441-449. — Sie kommt zur höchst merkwürdigen und einzig dastehenden Feststellung, dass das Lumenkolloid durch Ausstreckung von Pseudopodien der Epithelzellen phagozytiert und am basalen Pole in chromophober Form abgegeben wird.

Gewöhnlich verlaufen beide Phasen gleichzeitig; doch bei der Metamorphose ist die zentrifugale Sekretionsrichtung praevalent. Die Follikelzellen produzieren nur eine Art von Kolloid, nämlich das chromophile. Dieses wird innerhalb der Zellen bis zu einer gewissen Stufe aufgebaut und dann in das Follikellumen ausgeschieden, wo "offenbar" unter dem Einflusse von Fermenten, welche von den gleichen Zellen ausgeschieden werden, die Synthese des Kolloides erfolgt. "Möglicherweise tritt eine Synthese des Kolloides schon in der Zelle ein; aber in jedem Falle wird dabei ein hoch disperser Stoff erzielt" (S. 46). Durch Speicherung des Kolloides kann es sich mit Azan rot-orange färben. Damit die Entleerung des gestauten Kolloides vor sich gehen kann, werden von den Follikelzellen wiederum Fermente ins Follikellumen ausgeschieden, die das chromophile Kolloid auflösen. Als Folge davon erscheinen am Rande dieses Kolloides Resorptionsvakuolen (identisch mit den chromophoben Rand- oder Kolloidvakuolen). Das aufgelöste Kolloid diffundiert durch die Apikalmembran der Epithelzellen, wobei chromophobe Vakuolen im Zellplasma sichtbar werden. Anfänglich erscheinen kleine apikale Vakuolen, welche allmählich basal wandern und an Grösse zunehmen und sich mitunter in die Interzellulargänge ergiessen. Bei ruhiger Tätigkeit der Schilddrüse, wenn nur wenig Kolloid abgegeben wird, entmischt sich das aufgelöste Kolloid in den Zellen nicht, und es kommt zu keiner Vakuolisation. Nach ALESCHIN sind also die "Andersson-Vakuolen" keine zweite Kolloidart, sondern die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides. In diesem Zustande diffundiert dann das Kolloid durch die Basalmembran in die Blut- oder Lymphbahnen. ALESCHIN fand die Interzellularspalten stets apikal mit einer Kittleiste versehen, so dass das Kolloid unmöglich direkt in diese Gänge eintreten kann. Das gespeicherte Follikelkolloid kann auf zwei Arten transzellulär den Follikel verlassen: 1. Follikellumen — Follikelzellen — Blut- oder Lymphbahnen. 2. Follikellumen — Follikelzellen — Interzellularräume — Blut- oder Lymphbahnen. Die intrazellulären Kolloidtröpfchen, die während der Periode der gesteigerten Kolloidabgabe auftreten, werden aus den Stoffen synthetisiert, die sonst ins Follikellumen treten und dort als chromophiles Kolloid sichtbar werden. Durch die Aenderung der Sekretionsrichtung werden aber diese Stoffe gehindert, ins Follikellumen zu diffundieren. Diese Kolloidtropfen lösen sich

dann vorwiegend im basalen Teile der Zellen auf, "wobei ihre Auflösung ganz genau das Bild der Auflösung des intrafollikulären Kolloides wiederholt" (S. 51). Nach ALESCHIN ist also die Bildung des intrazellulären Kolloides nicht eine Folge der Zellermüdung.

Wie verhalten sich nun die Hypothese v. HAGEN's und diejenige ALESCHIN's zu meinen Untersuchungen an der Schilddrüse von *Salamandra salamandra* L. ? Auf Grund von sorgfältigen Beobachtungen komme ich zu Vorstellungen über den Sekretionsvorgang

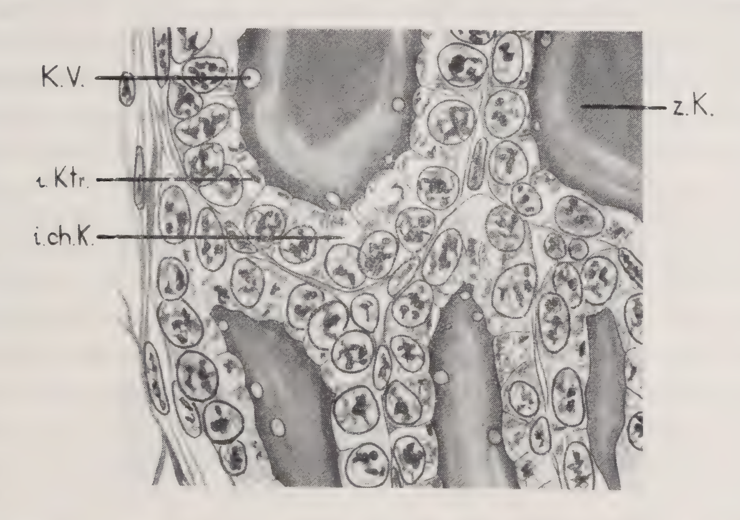


ABB. 47.

Ausschnitt aus der Schilddrüse von *S. sal.* M 25, Praemetamorphosestadium —9 oder —8. Länge: 60,5 mm, 9 μ, Susa-Azan. Vergr. 545-fach.

wie sie ALESCHIN (1936) vertritt. Die Vorgänge innerhalb der Epithelzellen kann ich in einzelnen Punkten noch klarer fassen. Nach den Beobachtungen von UHLENHUTH (1927) treten bei *Ambystoma opacum* die "Andersson-Vakuolen" zuerst an der Basis und nicht am Apex der Follikelzellen auf; sie werden gegen die Apikalmembran immer grösser und gelangen schliesslich ins Follikellumen. Dieser Befund lässt sich nicht ohne weiteres mit der Hypothese von ALESCHIN in Einklang bringen. Das Schilddrüsenbild von M 25 (Praemetamorphosestadium —9 oder —8) brachte mich zur Klärung dieser Gegensätze (Abb. 47): Die Schilddrüsenfollikel bei diesem in der Praemetamorphose sich befindenden Tiere sind prall mit Kolloid gefüllt. Die Hauptmasse des Kolloides

färbt sich rot, bloss die periphere Zone ist blau gefärbt. Randständig liegen vereinzelt kleine chromophobe Vakuolen. Meist grenzen sie nicht mehr ans Follikelepithel, sondern sind ringsherum von dickflüssigem Kolloid umgeben. Diesem vollkommen inaktiven Verhalten des Lumenkolloides steht eine gesteigerte Aktivität der Epithelzellen gegenüber. Die Follikelzellen sind sogar beträchtlich grösser als auf Stadium —5 (vergleiche Abb. 41). Sie besitzen kubische oder zylindrische Gestalt. Das Plasma hat durch die grosse Anzahl chromophober Bezirke schaumiges Aussehen. Die Hauptmenge liegt apikal; öfters befinden sich aber auch chromophobe Zonen seitlich der Kerne oder zwischen Kern und Basalmembran. Fast in jeder Follikelzelle liegt unregelmässig geformtes chromophiles Kolloid. Diese Kolloidbrocken sind selten von einem hellen Hofe umgeben. Die Schilddrüse zeigt also, verglichen mit entsprechenden normalen Stadien, ein vollkommen anormales Verhalten. Das Epithel weist gesteigerte Aktivität auf, während der Follikelinhalt den extremen Speicherzustand repräsentiert. Da sich diese Larve in der Praemetamorphose befand, muss ein erhöhter Gehalt des Körpers an Schilddrüsenhormon angenommen werden. Dieses Schilddrüsenkolloid kann aber nur aus den Epithelzellen stammen. Die Follikelzellen sind also im Stande, direkt in die Blut- oder Lymphbahnen zu sezernieren. SEVERINGHAUS (1933) u. a. sind ebenfalls der Ansicht, dass die Epithelzellen auch direkt nach aussen Kolloid abgeben können. Wir sehen an unserem Beispiele besonders schön, wie ausserordentlich schwierig die Beurteilung der jeweiligen Kolloidabgabe an den Körper ist. Die Zahl der Resorptionsvakuolen im Lumenkolloid kann allein über die zusätzliche Abgabe von Kolloid aussagen, nicht aber über die eigentliche Kolloidlieferung der Schilddrüse.

Bekanntlich ist die Schilddrüse der Hypophyse untergeordnet. Zur Zeit der Umwandlung erhält sie vom Hypophysenvorderlappen einen Impuls, der sie zur gesteigerten Entleerung ihres Kolloides veranlasst. Von dieser Stimulierung werden nun nicht allein die Entleerungsvorgänge betroffen, sondern die Follikelzellen werden gleichzeitig zur vermehrten Kolloidproduktion angeregt. Der diesen Impuls verursachende Faktor gelangt durch die Basalmembran in die Follikelzellen und aktiviert ebenfalls die Auflösungsfermente. Diese Fermente lösen das chromophile Kolloid bereits innerhalb der Zellen in statu nascendi auf; es entmischt

sich vom Zellplasma und vakuolisiert dasselbe. Da sich der Kern der Follikelzellen stets basal befindet und deshalb die Hauptplasmamenge im Apex der Zellen liegt, ist es leicht verständlich, weshalb sich im apikalen Teile der Zellen meist die grössten "Andersson-Vakuolen" bilden können. Wie die Schilddrüse von M 25 zeigt, kann die Vakuolisation der Follikelzellen unabhängig von der Vakuolisation des Lumenkolloides auftreten. Das aufgelöste Zellkolloid verlässt durch die Basalmembran oder via Interzellularspalten das Epithel. Diese einseitige Kolloidabgabe ohne Mithilfe des gespeicherten Kolloides ermöglichte den Beginn der Umwandlung der Larve M 25. Der Kolloidproduktion der Zellen sind aber Grenzen gesetzt, so dass der Körpergehalt an Schilddrüsenhormon einen gewissen Wert nicht übersteigen kann. Dies wird wahrscheinlich der Grund sein, weshalb gelegentlich Larven innerhalb der Praemetamorphose längere Zeit verweilen. Damit nämlich die Metamorphose normal abläuft, muss sich das Schilddrüseninkret im Organismus bis zu einer gewissen Schwellenkonzentration anhäufen (Aleschin 1935). Diese Konzentration wird aber nur unter der Mithilfe des gespeicherten Kolloides erreicht. Die Bedeutung des gestapelten Kolloides wird uns bei diesem Falle besonders klar. Meist gelangen die Fermente sofort durch die Apikalmembran an die Peripherie des Lumenkolloides und lösen es auf. Vorerst wird das chromophile Kolloid, wenn es dickflüssig ist, in den dünnflüssigen Zustand übergeführt, so dass es sich mit Azan blau färbt. Erst aus der dünnflüssigen Phase des Kolloides entsteht die chromophobe "transportfähige" Phase. v. Hagen machte bei *Anguilla vulgaris* ebenfalls die Beobachtung, dass sich in der Nähe der Kolloidvakuolen immer nur dünnflüssiges Kolloid befindet. Er schreibt deshalb seinem chromophoben Kolloide die Fähigkeit zu, das dickflüssige Kolloid in dünnflüssiges umzuwandeln. Nach v. Hagen verlässt aber dann bereits dieses dünnflüssige Kolloid interzellulär den Follikel. Beim Vergleich der Follikel der von mir untersuchten Schilddrüsen machte ich die Beobachtung, dass kleine, also junge Follikel verhältnismässig am meisten intrafollikuläre Resorptionsvakuolen enthalten. Bei diesen jungen Zellen ist wahrscheinlich die Durchlässigkeit der Apikalmembran für die Fermente am grössten. Grosse, eigentliche Speicherfollikel besitzen öfters auch zur Zeit

der höchsten Aktivität der Schilddrüse nur eine geringe Zahl Resorptionsvakuolen, und es wird aus ihnen nur wenig Kolloid evakuiert.

Die Entmischung der chromophoben Phase des Kolloides vom Zellplasma scheint eine Folge des ungenügenden Abflusses zu sein. Wenn die Fermente aktiviert werden, bilden sich grosse Mengen chromophoben Kolloides. Anfänglich kann der "Ausführungsmechanismus" mit dieser erhöhten Produktion von transportfähigem Kolloid nicht Schritt halten, und es kommt zur Entmischung, d.h. zur Stauung dieses Kolloides innerhalb der Follikelzellen. Auf Stadium —1 bis 0 ist der Ausgleich hergestellt, und das Plasma ist wiederum in den meisten Zellen gleichmässig körnig. Bereits auf Stadium +3 bis +4 nimmt die Durchlässigkeit der Basalmembran ab; die zentripetale Sekretionsrichtung beginnt zu überwiegen, und es kommt von neuem innerhalb der Epithelzellen zur Stauung des chromophoben Kolloides.

Während der Periode der gesteigerten Entleerung des Lumenkolloides reichen wahrscheinlich die intrazellulären Fermente nicht mehr aus, um das sich stets innerhalb der Zellen neu bildende chromophile Kolloid sofort aufzulösen. Durch das Zusammenfliessen dieser anfänglich winzig kleinen Kolloidtröpfchen bilden sich innerhalb der Zellen Tropfen oder unregelmässige, schollenähnliche Gebilde. Sowohl Grant (1931/1932) *(Ambystoma opacum* und *Ambystoma jeffersonianum)* als auch Aleschin (1936) *(Rana temporaria* L.*)* konnten während der gesteigerten Absonderung und während der "Wiederfüllung der Follikel" intrazelluläres Kolloid feststellen. Viele dieser Tropfen werden früher oder später, wenn sie mit Fermenten in Berührung kommen, am Orte ihrer Entstehung auf die gleiche Art wie das Lumenkolloid aufgelöst (vergleiche Abb. 43 a u. b). Bei *Rana temporaria* wird zur Zeit der höchsten Aktivität der Schilddrüse das Zellkolloid besonders auffallend vakuolisiert, während bei *Salamandra* kurz nach dieser Periode die Auflösung von intrazellulären Kolloidtropfen besonders schön zu beobachten ist. Die restlichen Kolloidtröpfchen werden im Laufe der Metamorphose und Postmetamorphose allmählich aufgelöst, und die chromophobe Phase des Kolloides verlässt die Zellen wahrscheinlich durch die Basalmembran oder via Interzellularspalten. Ob aus der chromophoben Phase des Kolloides auch dünnflüssiges entstehen kann und also bei der "Wiederfüllung

der Follikel" mithilft, ist schwierig zu entscheiden. Nach Aleschin (1936) erfolgt die Auflösung des intrazellulären Kolloides am basalen Zellrande, und er nimmt deshalb an, dass das aufgelöste Kolloid die Zelle durch die Basalmembran verlässt. Bei *S. sal.* konnte ich aber die Vakuolisation dieses Kolloides meist im apikalen Felde der Zellen feststellen. Es ist also möglich, dass dieses chromophobe Kolloid an der "Wiederfüllung der Follikel" teilnehmen kann. In den ersten Tagen der "Wiederfüllungsperiode" (Stad. —3 bis +5) sind die Follikelzellen überhaupt stark vakuolisiert, und die Kolloidvakuolen sind öfters ebenso zahlreich wie in der Periode der stärksten Kolloidausschüttung (Stad. —6 bis 0), obschon eine Kolloidzunahme festgestellt werden kann. Uhlenhuth findet bei *Ambystoma opacum* während dieser Periode ebenfalls eine grosse Zahl "Randvakuolen". Die Kolloidvakuolen dieser Phase können aber unmöglich durchwegs Resorptionsvakuolen sein, sonst müsste ja die Entleerung der Follikel weiterschreiten. Aleschin (1936) beobachtet bei *Rana temporaria* in der gleichen Periode ein Abnehmen der "Vakuolen", und deshalb deutet er sämtliche "Kolloidvakuolen" als "Resorptionsvakuolen". Bei *Ambystoma opacum* und *S. sal.* liegt dagegen die Vermutung nahe, dass während der "Wiederfüllung der Follikel" intrazelluläres chromophobes Kolloid in das Lumen abgegeben wird und als Vorstufe des chromophilen Kolloides betrachtet werden muss. Die "kommunizierenden Vakuolen" (Uhlenhuth 1927) während der Umwandlung müssen ebenfalls in diesem Zusammenhang betrachtet werden. Winiwarter (1935) kommt auf Grund seiner Untersuchungen an *Cavia cobaya* sogar zum Schluss, dass das chromophobe Kolloid überhaupt die Vorstufe des azidophilen Kolloides sei, und er bezweifelt deshalb die Bedeutung ihres Auftretens für die Abschätzung der Entleerungsaktivität. Bei den Amphibien ist aber während der Metamorphose das Gegenteil zu beweisen. "Resorptionsvakuolen" (chromophobes Kolloid) und Kolloidentleerung sind zwei untrennbare Begriffe. Auch bei den mit thyreotropem H. V. L. Hormon aktivierten Schilddrüsen kann dieser Zusammenhang festgestellt werden. Diese Befunde schliessen aber die Möglichkeit nicht aus, dass trotzdem zu gewissen Zeiten von den Follikelzellen chromophobes Kolloid ins Lumen abgegeben werden kann und in Form von "Randvakuolen", bevor es sich zu chromophilem Kolloide synthetisiert, sichtbar wird. Vorderhand

müssen aber, bis weitere Indizien vorliegen, in der Mehrzahl der Fälle die Randvakuolen als "Resorptionsvakuolen" (die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides enthaltend) angesehen und mit der Kolloidentleerung in Zusammenhang gebracht werden. Um Klarheit über die wahre Bedeutung der Kolloid- oder Randvakuolen zu erhalten, muss in Zukunft der Periode der "Wiederfüllung der Follikel" erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

I. Teil.

1. 548 Feuersalamander der Umgebung von Reigoldswil, Basler Jura 500 m ü. M., wurden auf das zahlenmässige Verhältnis der Geschlechter hin untersucht. Auf 138 Weibchen fallen 410 Männchen.

2. 6 verschiedene Embryonalstadien werden beschrieben und mit photographischen Dokumenten belegt.

3. In der Gegend um Reigoldswil scheinen die Eier von *S. sal.* Ende Juni befruchtet zu werden. Ende August bis Anfangs September erreichen die Embryonen Stadium 6; sie sind durch die langen, zarten Kiemenästchen (5--7 mm. lang) charakterisiert. Mitte September verkürzen sich die Kiemenästchen, und die Kiemen erhalten dadurch ein fiederartiges, plumpes Aussehen. Von Mitte Oktober bis zum Frühjahr sind keine auffallenden Veränderungen mehr wahrzunehmen.

4. Der Dottergehalt der uterinen Spätstadien wird bestimmt. Er ermöglicht eine eindeutige, allerdings willkürliche Definition von Embryonal- und Larvenperiode sowie die Unterteilung der uterinen Larven (Kuhn 1933: Stadium III) in Winter-, Frühlings- und Sommerlarven.

5. Die Ergebnisse von Kammerer's Anpassungsversuchen müssen meines Erachtens stark bezweifelt werden. Mit Laura Kaufman (1913) bin ich der Ansicht, dass degenerierende Embryonen oder unentwickelte Eier keinen Anteil an der Ernährung der uterinen Larven nehmen. Trockengewichtsbestimmungen an Embryonen legen klar, dass der mütterliche Anteil an der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. allein in der Lieferung von Wasser und

Sauerstoff besteht. Die Viviparität zeigt infolgedessen keine tiefgreifenden Aenderungen des Typus der Ontogenese gegenüber den oviparen Formen.

6. Die Umwandlung der Larven von *S. sal.* ist charakterisiert durch eine grosse Regelmässigkeit im Ablaufe der einzelnen Resorptions- und Aufbauprozesse. Dieser Umstand ermöglicht die Festlegung vonUmwandlungsstadien und zwar: Praemetamorphose-, Metamorphose- und Postmetamorphosestadien.

Das Zurückweichen des ventralen und dorsalen Flossensaumrandes, sowie die 1. Häutung erwiesen sich als besonders regelmässig verlaufende und gut bestimmbare Merkmale, weshalb sie zur Markierung dieser Umwandlungsstadien verwendet werden.

Zur qualitativen, quantitativen und zeitlichen Erfassung der Umwandlungsvorgänge werden die verschiedensten Abbau- und Aufbauprozesse unter Mithilfe der aufgestellten Stadien einer Analyse unterzogen und die Grenzen ihres Schwankens unter natürlichen Umständen bestimmt.

7. Die Metamorphoseperiode von *Salamandra salamandra* L. dauert bei einer Temperatur von ungefähr 20° C ca. 16 Tage. Wird die Praemetamorphoseperiode noch einbezogen, so braucht die Larve von den frühesten äusserlich sichtbaren Veränderungen bis zur "fertigen" Umwandlung in den jungen Salamander ungefähr 25 Tage.

8. Weiterhin untersuchte ich den Einfluss von Milieuveränderungen auf den Ablauf der Umwandlung.

Von einem gewissen Larvenstadium an (Larven von 51 mm Länge wurden untersucht) sind die Larven im Stande, sich trotz Hunger umzuwandeln. Der Verlauf der Praemetamorphose und Metamorphose ist normal. Trotz starker Abmagerung werden die Umwandlungsstadien (mit Ausnahme der Färbung) in ihrem harmonischen Ablaufe nicht gestört. Die Verkürzung einzelner Resorptionsprozesse (Flossensaum, Verschluss der Kiemenspalten) ist auf die bereits vor der Umwandlung zehrende Einwirkung des Hungerns zurückzuführen.

Der zeitliche Ablauf der Umwandlungsprozesse ist weitgehend von der Wassertemperatur abhängig. Allgemein kann gesagt werden, dass bei den verschiedenen Prozessen der Umwandlung, die durch Messungen in Kurvenform dargestellt wurden, sich bei Temperaturen von ungefähr 25° C bis ca 8° C stets der gerade

Teil der Kurven nach der Van t'Hoffschen Regel verhält, während die gekrümmten Kurvenanfänge und Kurvenenden eine grössere Verzögerung bezw. geringere Beschleunigung erfahren.

In Temperaturen von 0°—5° C können sich die Larven überhaupt nicht mehr entwickeln. Die Praemetamorphose und die Metamorphose werden unterbrochen. Werden solche Tiere aber wiederum in erhöhte Temperaturen gebracht, so wird die Umwandlung weitergeführt, als ob sich die Larven nicht in diesen tiefen Temperaturen aufgehalten hätten.

Werden die Larven verhindert "An Land zu gehen", so hängt der frühe oder späte Eintritt des Todes vor allem von der Grösse des Tieres und von der Wassertemperatur ab. Ein Aufenthalt in Temperaturen von ca. 10° C oder tiefer hat trotz Umwandlung der Larven kein Ableben derselben zur Folge (S. 482).

II. Teil.

1. Die Schilddrüse von *Salamandra salamandra* L. durchläuft in ihrer Entwicklung nachfolgende Etappen:

a) Bildung der Schilddrüsenknospe	6,5—7 mm
b) Lostrennung vom Perikard	ca. 11 mm
c) Erythrocyten in der dem Schilddrüsenzapfen seitlich anliegenden *Arteria hyomandibularis* .	10—11 mm
d) Beginn der kaudalen Aufspaltung des Schilddrüsenkolbens	12—12,5 mm
e) Lostrennung vom Mundboden	ca. 14 mm
f) Lostrennung der beiden Lappen	17—18 mm
g) Auftreten der ersten Kolloidtröpfchen (Follikelbildung)	17—18 mm
h) Verschwinden der letzten Dotterschollen aus dem Schilddrüsenkomplex	18—19 mm
i) Auftreten der ersten einwandfreien intrafollikulären Kolloid- oder Randvakuolen	18—20 mm

Bei *S. sal.* müssen zwei Arten akzessorischer Schilddrüsen je nach ihrer Herkunft unterschieden werden (siehe S. 494).

2. Zur Zeit der Reduktion der embryonalen Kiemenfäden (Embryolänge 28—31 mm) zeigt die Schilddrüse deutlich erhöhte Aktivität. Bei *S. sal.* kann man also ähnlich wie bei den Anuren von einer Prometamorphose sprechen. Entgegen der Ansicht von

Sklower (1925) sind demnach die Metamorphose der Anuren und diejenige der Urodelen gleich zu bewerten.

3. Mit Beginn des winterlichen Kälteeinbruches (Ende Oktober) tritt die Schilddrüse in eine Ruheperiode ein; die Struktur der Schilddrüse bleibt während des Winters annähernd gleich (S. 498). Sie besitzt die Struktur einer sich in voller Aktivität befindenden Schilddrüse. Die tiefe Temperatur (0°—5° C) verhindert aber die Abgabe entsprechender Kolloidmengen.

Mit dem Zunehmen der Temperatur gegen das Frühjahr erhält die Schilddrüse einen neuen Impuls. Zur Zeit der Ablage der Larven (März—April) ist die Schilddrüse im Zustande voller Aktivität. Mitosen sind häufig. Das Schilddrüsenkolloid färbt sich bis zu dieser Entwicklungsperiode mit Azan stets homogen blau.

4. Sommerlarven besitzen entsprechend dem ausgesprochenen Hungerzustande dieser Tiere inaktive Schilddrüsen (S. 502).

5. Abnorme Aussentemperaturen haben auf die Schilddrüse der Larven einen morphologisch nachweisbaren Einfluss.

Die Beobachtung von Hartwig (1936), dass die Schilddrüse in extremer Kälte entsprechend der Dauer der Einwirkung wenig oder gar kein Kolloid enthält, kann ich nicht bestätigen. Ebenfalls fand ich keine Spezifität der Wärmereaktion. Durch Hunger wird, allerdings oberhalb einer gewissen Temperaturgrenze (ca. 15° C), derselbe Effekt erzielt. Erhöhte Temperatur kann die chromophoben Vakuolen rascher zum Verschwinden bringen. Je tiefer die Temperaturen sind, um so langsamer verschwinden die chromophoben Vakuolen, und in Temperaturen von 0°—5° C sind ihre Anzahl und ihre Grösse trotz Hunger kaum mehr zu verändern.

6. Während der larvalen Periode (Weiterentwicklung in Wasser) herrscht die zentripetale Sekretionsrichtung vor; die Follikel vergrössern sich, und das aufgespeicherte Kolloid färbt sich vorwiegend violett — rot — orange.

7. Ungefähr 8 Tage vor der Praemetamorphose wird die Schilddrüse aktiviert. Bis zur Praemetamorphose und während derselben steigert sich die Kolloidabgabe allmählich, ohne dass aber die grösseren Follikel merklich an Lumenkolloid einbüssen. Erst mit Beginn der Metamorphose (Stadium —6) setzt die eigentliche Entleerung ein und hält bis zu Stadium 0 bis +1 an. Innerhalb

von 6—7 Tagen nimmt also das Lumenkolloid merklich ab. Gleichzeitig vergrössern sich die Follikelzellen sehr stark. Stets bleibt in den grösseren Follikeln ein kleinerer oder grösserer Teil des Kolloides zurück. Auf Stadium +3 bis +4 beginnen sich die Follikel wieder mit Kolloid anzufüllen, und mit Beginn der Postmetamorphose (ca. Stadium +11) sind die meisten Follikel bereits gefüllt.

8. Im Verhalten der Schilddrüse der Postmetamorphosestadien bei fortgesetztem Hungern kann eine vollständige Parallelität zum Verhalten der Schilddrüse der Hungerlarven festgestellt werden.

9. Die Hypothese von ALESCHIN (1936) über den Vorgang der Kolloidentleerung kann ich stützen und erweitern.

a) Die Schilddrüsenzelle erzeugt nur e i n e Art von Kolloid, nämlich das chromophile. Dieses färbt sich mit Azan blau. Durch Speicherung, Hungerwirkung und andere noch unbekannte Faktoren kann dieses dünnflüssige Kolloid in einen dickflüssigen Zustand übergeführt werden, so dass es sich mit Azan violett — rot — orange färbt (dickflüssige Phase des chromophilen Kolloides). Bei der Entleerung des Lumenkolloides wird wahrscheinlich durch Fermente, die von den Follikelzellen ausgeschieden werden, das dickflüssige Kolloid in die dünnflüssige und schliesslich in die chromophobe, transportfähige Phase übergeführt, welche den Follikel transzellulär verlässt. Die Kolloid- oder Randvakuolen (chromophobe Vakuolen) sind die Auflösungsstellen und werden ebenfalls öfters die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides repräsentieren. Zur Zeit der gesteigerten Ausschüttung des Lumenkolloides entmischt sich diese transportfähige Phase des Kolloides vom Follikelplasma und wird deshalb innerhalb der Zellen in Form von "Andersson-Vakuolen" und unregelmässigen chromophoben Bezirken sichtbar.

b) Kurz vor der Praemetamorphose wird nicht nur der "Entleerungsmechanismus" der Schilddrüse in Gang gebracht, sondern gleichzeitig werden die Follikelzellen zur Bildung von chromophilem Kolloid angeregt. Dieses chromophile Kolloid synthetisiert sich infolge der zentrifugalen Sekretionsrichtung bereits innerhalb der Follikelzellen und wird in Form von Tröpfchen und Schollen sichtbar (intrazelluläres chromophiles Kolloid). Meist wird aber dieses Kolloid in statu nascendi in die chromophobe Phase über-

geführt und gelangt so durch die Basalmembran in die Blutbahnen. Die intrazellulären Kolloidtropfen- und Schollen werden auf die gleiche Weise wie das Lumenkolloid aufgelöst. Aehnlich wie die dünnflüssige Phase des chromophilen Kolloides in die dickflüssige Phase übergeführt werden kann, so scheint es wahrscheinlich, dass gelegentlich auch die chromophobe Phase des chromophilen Kolloides in die dünnflüssige, mit Azan sich blau färbende Phase umgewandelt werden kann.

ZEICHENERKLÆRUNG ZU DEN ABBILDUNGEN

A.V.	Andersson-Vakuolen.
B.g.	Bindegewebe.
Ch.	Chorda.
d.K.	dünnflüssiges Kolloid.
E.	Erythrocyten.
F.e.	Follikelepithel.
1.Hs.	1. Häutungsschicht.
Hz.	Herzanlage.
i.ch.K.	intrazelluläres chromophobes Kolloid.
i.Ktr.	intrazelluläre Kolloidtropfen.
Ka.	Kapillare.
k.V.	kommunizierende Vakuole.
K.V.	Kolloid-Vakuole, Randvakuole.
L.Z.	Leydig'sche Zellen.
m.	Epithelzelle in mitotischer Teilung.
n.E.	nukleärer Einschluss.
n.S.	nukleäre Substanz.
Pd.	Perikard.
P.K.	Pyknotischer Kern.
Th.	Thyreoidea.
V.D.	Vorderdarm.
z.K.	zähes, dickflüssiges Kolloid.

LITERATUR

1935. Aleschin, B. *La métamorphose des amphibiens comme l'effet morphogénétique de la glande thyroïde.* Bull. d'Histologie, Bd. 12.

1935. —— *La colloïde intracellulaire dans les cellules thyroïdiennes.* Ibid., Bd. 12.

1936. —— *Die Schilddrüse in der Entwicklung und in der Metamorphose von Rana temporaria.* Acta Zoologica ,Bd. 17.

1918. Baldwin, F. M. *Pharyngeal derivatives of Amblystoma.* Journ. Morphol., Bd. 30.

1880. Benecke, B. *Ueber die Entwicklung des Erdsalamanders.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 3.

1926. Berweger, L. *Die Entwicklung der pigmentführenden Zellen in der Haut von Salamandra.* Ztschr. mikr. anat. Forschung, Bd. 7.

1908. Bialaszewicz, K. *Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen.* Bull. internat. Acad. Sci. Cracovie, math. et nat. , S. 783—835.

1935. Blount, R. F. *Size relationships as influenced by pituitary rudiment implantation and exstirpation in the Urodele embryo.* Journal of exper. Zoölogy, Bd. 70.

1879. Born, G. *Ueber Versuche, Eier von Salamandra maculata und Anguis fragilis ausserhalb des Leibes der Mutter aufzuziehen.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 2.

1885. Chauvin, M. v. *Ueber die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 41.

1924. Dennert, W. *Ueber den Bau und die Rückbildung des Flossensaumes bei den Urodelen.* Ztschr. Anat. u. Entw. Gesch. I. Abt. Ztschr. ges. Anat., Bd. 72.

1902. Drüner, L. *Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen.* I. Teil. Zool. Jahrb. Bd. 15.

1935. Eggert, B. *Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsenschilddrüse.* I. *Das jahreszeitliche Verhalten der Schilddrüse von Lacerta agilis* L., *L. vivipara Jacq. und L. muralis Laur.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 147.

1910. Eycleshymer, A. C., and James Wilson. *Normal plates of the development of Necturus maculatus.* Keibel, F. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Heft. 11.

1928. Fahrenholz, Curt. *Hohe Zahl der Jungen beim Feuersalamander.* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien- Kunde, S. 366. Stuttgart, Bd. 39.

1934. Francis, E. T. B. *The anatomy of the Salamander.* Oxford at the Clarendon Press.

1920. Frisch, K. v. *Ueber den Einfluss der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders.* Biolog. Centralblatt, Bd. 40.

1928. Geyer, W. *Vollmolchgebären auch bei Salamandra maculosa f. molleri.* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien-Kunde, Bd. 39, Stuttgart.

1925. Glaesner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolches (Molge vulgaris).* Keibel, F. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft. 14.

1930 *a.* Grant, Madeline. *Diagnostic stages of Urodele metamorphosis. With references to Amblystoma punctatum and Triturus viridescens.* Anat. Record, Bd. 45.

1930 *b*. —— *The release of follicular colloid from the thyroid of Amblystoma larvae following heteroplastic anterior pituitary implants.* Anat. Record, Bd. 47 (abstract).

1930 *c*. —— *The release of follicular colloid from the thyroid of Amblystoma larvae during diagnostic stages of metamorphosis.* Anat. Record, Bd. 47 (abstract).

1931/32 *a*. —— *Diagnostic stages of metamorphosis in Amblystoma jeffersonianum and Amblystoma opacum.* Anat. Record, Bd. 51.

1931/32 *b*. —— *The mecanism of colloid release from the urodele thyroid during diagnostic stages of metamorphosis (Amblystoma jeffersonianum, Amblystoma opacum).* Anat. Record, Bd. 51.

1909. Grochmalicki, J. *Ueber Missbildungen von Salamanderlarven im Mutterleib.* Arch. Entw. Mechanik, Bd. 28.

1895. Grœnroos, H. *Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (S. maculosa).* Anat. Hefte, 18. Hft. (6. Bd., 2. Hft.).

1936. Hagen, Friedr. v. *Die wichtigsten Endokrinen des Flussaals. Thyreoidea, Thymus und Hypophyse im Lebenszyklus des Flussaals (Anguilla vulgaris); nebst einigen Untersuchungen über das chromophile und chromophobe Kolloid der Thyreoidea.* Zoolog. Jahrbücher (Abt. f. Ontogenie und Anatomie der Tiere), Bd. 61.

1936. Hartwig, H. *Ueber die Beziehungen zwischen Schilddrüse und Entwicklung bei Salamanderlarven unter dem Einfluss verschiedener Temperaturen.* Arch. Entw. Mechanik, Bd. 134.

1933. Hecht, G. *Zur Geographie und Oekologie des Feuersalamanders, Salamandra salamandra (Linnaeus).* Mitt. zoolog. Mus. Berlin, Bd. 19.

1925. Herbst, C. *Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Färbung und Zeichnung der Tiere.* I. *Der Einfluss gelber, weisser und schwarzer Umgebung auf die Zeichnung von Salamandra maculosa.* Abh. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., 5—8.

1924. —— Id. II. *Die Weiterzucht der Tiere in gelber und schwarzer Umgebung.* Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 102.

1924. Himmer, A. *Untersuchungen über den physiologischen und morphologischen Farbwechsel bei Amphibien.* Archiv. f. mikrosk. Anat., Bd. 100.

1928/29. Hirsch, G. *Metamorphose, Brunst, Neotenie und Schilddrüse bei Triton taeniatus.* Mikrokosmos, Jahrg. 22.

1894. Hürthle, K. *Beiträge zur Kenntnis des Sekretionsvorganges in der Schilddrüse.* Pflügers Archiv., Bd. 56.

1921. Jöhnk, J. H. *Fressen Urodelen ihre Haut?* Blätter f. Aquarien- u. Terrarien-Kunde, Bd. 32 (Stuttgart).

1904. Kammerer, P. *Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von S. atra und maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 17.

1913 *a*. Kaufman, Laura. *Ueber Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei Salamandra maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 37.

1913 *b*. —— *Die Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei Salamandra maculosa.* Anzeiger d. Akademie in Krakau (math.-nath. Kl.).

1934. Klumpp, W. und Eggert, B. *Die Schilddrüse und die branchiogenen Organe von Ichthyophis glutinosus* L. Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 146.

1914. Kornfeld, W. *Abhängigkeit der metamorphotischen Kiemenrückbildung vom Gesamtorganismus der Salamandra maculosa.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 40.

1925. Kuhn, O. *Schilddrüsenfunktion und Neotenie bei Urodelen.* Biolog. Centralblatt, Bd. 45.

1933. —— *Ueber morphogenetische Schilddrüsenhormonwirkungen in frühen Entwicklungsstadien.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. Fachgruppe VI (Biologie), Nr. 7.

1902. Livini, F. *Organi del sistema timo-tiroideo nella Salamandrina perspicillata.* Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze, Bd. 1.

1908. Marcus, H. *Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. I. Ueber das Schlundspaltengebiet.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 71.

1929. Marx, Lore. *Entwicklung und Ausbildung des Farbkleides beim Feuersalamander nach Verlust der Hypophyse.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 114.

1935. —— *Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls.* Ergebnisse der Biologie, Bd. 11.

1934. Matthes, E. *Bau und Funktion der Lippensäume wasserlebender Urodelen.* Ztschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 28.

1888. Maurer, Fr. *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien.* Morphol. Jahrb. Bd. 13.

1936. Meisenheimer, Marianne. *Die jahrescyclischen Veränderungen der Schilddrüse von Rana temporaria L. und ihre Beziehungen zur Häutung.* Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 148.

1904. Muthman, E. *Ueber die erste Anlage der Schilddrüse.* Anat. Hefte, Bd. 26.

1923. Næf, A. *Ein Stück Versuchsprotokoll.* Neue Zürcherzeitung, 25. Nov.

1926. Opacki, J. *Entwicklung der Amphibienlarvenhaut in verschiedenen Milieus. (Leydig'sche Zellen als M' Kriterium.)* Compt. rend. hebd. des Séances et Mém. de la Société de Biol. 2.

1880. PFITZNER, W. *Untersuchungen über Bau and Entwicklung der Epidermis des gefleckten Salamanders.* Morphol. Jahrb., Bd. 6.

1896. PLATT, Julia, B. *The development of the thyroid and supra-pericardial bodies in Necturus.* Anat. Anzeiger, Bd. 11.

1933. REISINGER, E. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Amphibienvorderdarm. Gleichzeitig ein Beitrag zur Keimblatt-spezifität und zur prospektiven Bedeutung des Mesektoderms.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 129.

1854. RUSCONI, M. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre.* Pavie.

1935. SANDERS, J. M. *The development of the thyroid gland in Urodeles.* Journ. of Morphol., Bd. 57.

1902. SCHAPER, A. *Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. I.* Roux's Archiv, Bd. 14.

1875. SCHREIBER, E. *Herpetologia Europaea.* Braunschweig. (2. Auflage, Jena, 1912).

1896. SCHWALBE, G. *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa.* Ztschr. f. Biologie, Abt. 2, Bd. 34.

1933. SEVERINGHAUS, A. *Cytological observations on secretion in normal and activated thyroids.* Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 19.

1928. SHUMWAY, W. und J. M. SANDERS. *Development of the thyroid in Necturus.* Anat. Record, Bd. 41 (abstract).

1925. SKLOWER, A. *Das incretorische System im Lebenscyclus der Frösche.* I. *Schilddrüse, Hypophyse, Thymus und Keimdrüsen.* Ztschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 2.

1889. STÜVE, R. *Beitrag zur Kenntnis des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 34.

1932. THEIS, A. *Histologische Untersuchungen über die Epidermis im Individualcyclus von Salamandra maculosa* L. Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 140.

1913. UHLENHUTH, E. *Die synchrone Metamorphose transplantierter Salamander-Augen.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 36.

1927. —— *Die Morphologie und Physiologie der Salamander-Schilddrüse.* I. *Histologisch-embryologische Untersuchung des Sekretionsprozesses in den verschiedenen Lebensperioden der Schilddrüse des Marmorsalamanders, Ambystoma opacum.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 109.

1928. —— *Die Sekretionsvakuolen und Sekretionskörner in der frischen Schilddrüse des amerikanischen gefleckten Salamanders und des Tigersalamanders.* Ztschr. f. Zellforsch., Bd. 7.

1929. VILAS, Erna. *Ueber die Regeneration der äusseren Kiemen bei Salamandra maculata.* Arch. f. Entw. Mechanik, Bd. 115.

1931. Vrtel, S. *Histologische Untersuchungen über die Schilddrüse. I. Selachierschilddrüse.* Bull. intern. Ac. Polon. Cracovie, Bd. 2.

1890. Wiedersheim, R. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra.* Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 36.

1935. Winiwarter, H. de. *Signification des vacuoles de la colloïde thyroïdienne.* Soc. Biol., Paris 120, S. 785-787.

1928 *a*. Wolterstorff, W. *Vollmolch-gebärende Feuersalamander aus Oviedo.* Blätter f. Aquarien- und Terrarien-Kunde, Bd. 39. S. 132—133, Stuttgart.

1928 *b*. —— *Vollgebären auch bei Salamandra maculosa f. molleri.* Ibid., S. 278, Bd. 39.

1932. Wunder, W. *Nestbau und Brutpflege bei Amphibien.* Ergebnisse der Biologie, Bd. 8.

1910. Wunderer, H. *Die Entwicklung der äusseren Körperform des Alpensalamanders (Salamandra atra* Laur.*).* Zoolog. Jahrb. Anat., Bd. 29.

1928. Zawadowsky, B. und L. P. Liptschina. *Ueber die Anwendung der Metamorphosereaktion beim Axolotl zur Standardisierung des Hormons der Schilddrüse.* Ztschr. f. d. ges. experim. Medizin, Bd. 62.

Tome 46, nº 17. — Octobre 1939.

Ostracodes de la Nouvelle-Calédonie

par le

Dr Gyula MÉHES
(Budapest).

Avec les planches 12 et 13 et 6 figures dans le texte.

Les Ostracodes de l'intérieur de la Nouvelle-Calédonie n'ont pas été décrits jusqu'ici. Les Drs Fr. Sarasin et J. Roux en ont recueilli un certain nombre au cours de leur expédition scientifique en 1911-1912.

Le Dr J. Roux avait envoyé en son temps, à feu le Dr J. de Daday, à Budapest, les matériaux récoltés afin que ce spécialiste les étudiât. De nombreuses occupations l'ayant empêché d'assumer ce travail, il me chargea de l'étude de cette petite collection. J'avais terminé mon étude en 1914, ou plus exactement en janvier 1915, lorsque je dus accomplir mon service militaire; mon séjour au front me fit complètement oublier ce travail.

Je viens de reviser mon manuscrit, après que le Dr J. Roux m'eût assuré que cette notice pourrait être publiée, et je pense qu'il n'est pas sans intérêt de faire connaître les espèces récoltées.

La collection de MM. F. Sarasin et J. Roux comprend 6 genres avec 7 espèces; 5 d'entre elles et 1 variété sont nouvelles. Les matériaux sont conservés au Musée d'histoire naturelle de Bâle.

Voici la liste des espèces:

Cypridae.

Notodromas major n. sp.
Eucypris wolffhügeli Méhes.
Strandesia rouxi n. sp.
Herpetocypris caledonica n. sp.

Herpetocypris caledonica n. sp., var. *minor* n. var.
Stenocypris malcolmsoni (Brady).
Stenocypris marginata Daday.
Cypridopsis sarasini n. sp.

Voici les localités où les matériaux d'Ostracodes ont été récoltés:

Nouvelle-Calédonie: Etangs près de Koné, étangs à Canala, étang près de La Foa.
Iles Loyalty: Eau stagnante près de Fayaoué, île d'Ouvéa.

Ce travail, commencé au laboratoire du prof. J. de Daday, à la Polytechnique de Budapest, a été terminé au laboratoire du Gymnase royal hongrois L. Madách de Budapest.

Notodromas major n. sp.

Fig. I et Pl. 12, fig. 1-7.

Mâle.

Longueur: 1,2 mm., hauteur: 0,74 mm.

L'asymétrie des deux coquilles est frappante.

La longueur de la valve gauche (pl. 12, fig. 1) dépasse la hauteur d'un tiers. C'est au milieu qu'elle est la plus haute, où la marge dorsale se courbe en un arc bien visible. La marge dorsale passe à la marge postérieure en formant un angle nettement proéminent, mais émoussé. Elle passe, au contraire, insensiblement à la marge antérieure qui décrit un arc régulier et forme un petit angle avec la marge ventrale. Cette dernière est presque horizontale; on remarque dans la partie antérieure une petite proéminence, tandis qu'en arrière elle forme avec la marge postérieure un angle assez brusque. Les deux valves ont une large lamelle hyaline et la ligne de suture est dentelée (pl. 12, fig. 4, 5). La zone des canaux porifères est étroite; ceux-ci prennent naissance à l'extrémité d'élévations en forme d'ampoules. Les canaux porifères sont simples, jamais fourchus. La lamelle interne est plus large dans la région antérieure que dans la région postérieure.

La valve droite (pl. 12, fig. 2) est légèrement plus longue que la gauche (pl. 12, fig. 1). Sa longueur dépasse sa hauteur de presque la moitié. Elle se distingue de la valve gauche en ce que la marge dorsale forme un coude émoussé et s'avance en pente uniforme

vers les deux côtés; la marge postérieure se réunit avec la marge dorsale en crête bien visible. La marge ventrale est légèrement convexe.

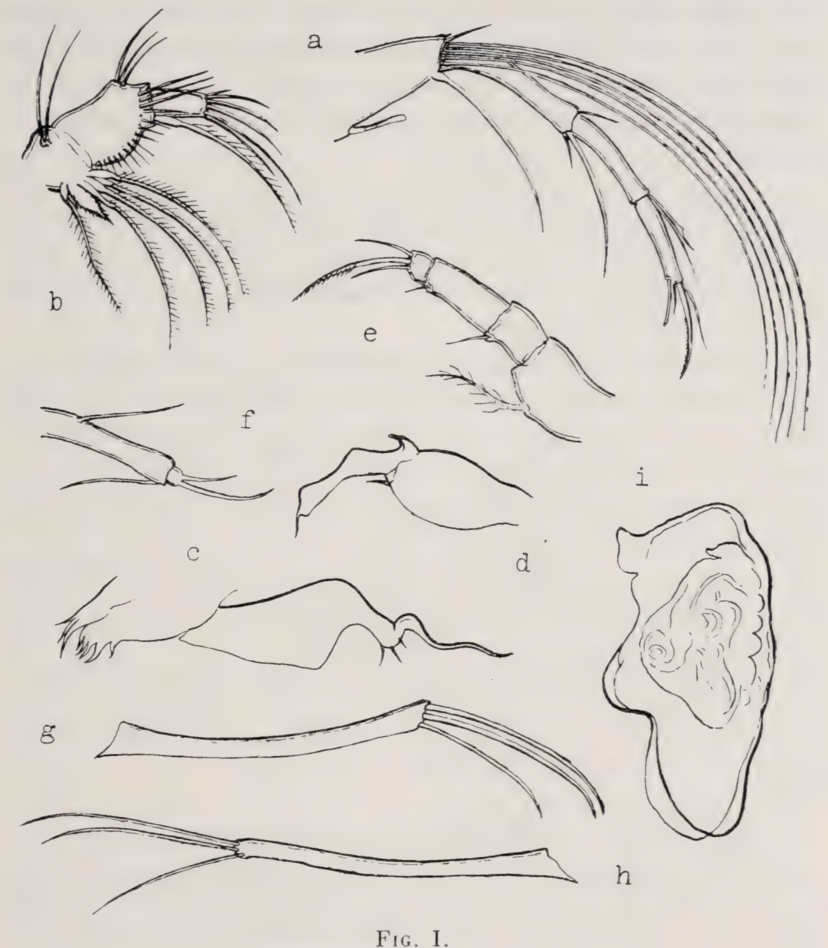


Fig. I.

Notodromas major n. sp. — Mâle.

a deuxième antenne, *b* palpe mandibulaire, *c* palpe de la patte mâchoire droite, *d* palpe de la patte mâchoire gauche, *e* première patte, *f* deuxième patte, *g* furca (mâle), *h* furca (femelle), *i* organe sexuel.
a-i Reich. oc. I, obj. 6.

La seconde antenne (*a*) a six articles dont les trois derniers sont très longs. Sur la face externe de l'avant-dernier article s'insère une soie qui dépasse la longueur du dernier article, ainsi

qu'une soie sensorielle. Le dernier article est un peu plus court que l'avant-dernier. La longueur des soies natatoires dépasse de beaucoup la griffe du dernier article.

Le palpe mandibulaire (*b*) porte à son avant-dernier article, sur sa face interne, une rangée de soies. Le dernier article porte cinq longues soies et une sixième plus courte.

Le palpe maxillaire a la même structure que chez *Notodromas monacha*.

Le palpe de la patte-mâchoire gauche (*d*) a deux articles; la partie proximale a la forme d'une longue poire qui porte une soie dans sa partie antérieure. La face externe de l'article distal est munie, dans sa partie basale, d'une petite aspérité digitiforme; l'extrémité du segment est étirée.

Le palpe de la patte mâchoire droite (*c*) a aussi deux articles. Le proximal est plus long qu'à la patte gauche. Quant à l'article distal, il se rétrécit et il est muni de trois soies sensorielles; sa partie terminale a la forme d'un fouet.

La première et la seconde pattes (*e*, *f*) ont la même structure que chez *Notodromas monacha*.

La furca (*g*) a la forme d'un large sabre. Elle est faiblement courbée; c'est au milieu qu'elle est la plus étroite. La première soie manque, les griffes sont bien développées.

L o c a l i t é : Nouvelle-Calédonie, étang près de Canala, 21 octobre 1911.

Femelle.

Longueur: 1,4 mm., hauteur: 0,78 mm., diamètre: 0,72 mm.

La valve gauche est légèrement différente de la droite. La forme de la coquille (pl. 12, fig. 3) est très semblable à celle de la coquille gauche du mâle. Elle s'en distingue toutefois par la marge dorsale qui ne s'enfle pas si visiblement et se réunit en un arc à peine perceptible à la marge antérieure ainsi qu'à la marge postérieure. La marge antérieure de la femelle est régulièrement arrondie, celle du mâle est plus pointue. Sur la marge postérieure de la coquille femelle, l'angle émoussé formé par la marge postérieure et la marge dorsale est plus haut, ce qui donne une forme plus courte à la valve. La marge postérieure se continue en un arc régulier dans la marge ventrale, tandis que chez le mâle elle forme une petite inflexion.

Les différences sont plus grandes dans la structure de la coquille. La marge antérieure gauche de la femelle (pl. 12, fig. 4) a une large lamelle hyaline. Le soies s'insèrent à l'extrémité d'élévations en forme d'ampoules. La lamelle interne est large. Sur la marge postérieure, la lamelle hyaline ainsi que la lamelle interne sont plus rétrécies et les soies sont plus rares. Vue de dos (pl. 12, fig. 6) la coquille a la forme d'un œuf long. Le bord postérieur est arrondi, l'antérieur est pointu. La plus grande largeur se trouve presque au milieu.

Les valves ont des parois très épaisses dont la surface est ornée d'une réticulation fine et régulière (pl. 12, fig 7). Au centre de chaque maille, on aperçoit une petite fossette; c'est là que naissent les soies fines.

Les impressions musculaires (pl. 12, fig. 7) sont au nombre de quatre; deux sont l'une près de l'autre, les deux autres placées obliquement.

La couleur des valves est d'un jaune-vert, quelquefois noire.

Les appendices de la femelle sont identiques à ceux du mâle.

La furca (*h*) est un peu moins développée que chez le mâle, mais par ailleurs elle est en tout semblable.

Localité: Nouvelle-Calédonie, étang au-dessus de Canala, env. 150 m. alt., 21 octobre 1911.

Observations: L'espèce que nous venons de décrire ne peut être identifiée avec aucune des autres espèces de *Notodromas* connues jusqu'à ce jour, car elle en diffère par la structure de la coquille et par l'organisation intérieure. Cette nouvelle forme enrichit le petit contingent des *Notodromas* et étend vers l'Est son aire de dispersion géographique. Parmi les autres espèces du genre, le *N. monacha* est connu en Europe, en Asie-Mineure et aux Etats-Unis, le *N. entzi* à Ceylan et le *N. oculata* à Sumatra.

Eucypris wolffhügeli Méhes.

Eucypris wolffhügeli Méhes: *Süsswasser-Ostracoden aus Columbien und Argentinien.* Mém. de la Soc. des Sc. Neuchâtel, 1914, vol. 5, p. 642.

Femelle.

Longueur: 1,1 mm., hauteur: 0,65 mm., diamètre: 0, 48 mm.

La forme de la coquille ainsi que sa structure présentent une ressemblance parfaite avec l'espèce que j'ai décrite sous ce nom.

Il y a quelques différences dans la forme de la coquille vue de dos; elle est un peu plus mince et présente la forme d'un canot.

Pour ce qui est de l'organisation, la seconde antenne, seule, montre de légères différences: près des cinq soies natatoires, on n'en aperçoit pas une sixième. Sur l'avant-dernier article s'insèrent deux griffes dentelées.

Localité: Iles Loyalty, Ouvéa, 13 mai 1912.

Strandesia rouxi n. sp.

Fig. II et Pl. 12, fig. 8-13, 19.

Femelle.

Longueur: 0,91 mm., hauteur: 0,55 mm., diamètre: 0, 54 mm.

La forme extérieure des deux valves est différente.

Vue de côté, la valve droite (pl. 12, fig. 9) a la forme d'un rein assez élevé, la plus grande hauteur se trouvant au milieu. La marge dorsale forme un arc qui monte fortement au milieu et passe insensiblement aux marges antérieure et postérieure. Celles-ci sont arrondies. La marge ventrale fléchit légèrement; elle se réunit normalement au bord postérieur, tandis que vers le bord antérieur, elle dessine un petit renflement bien visible.

La valve gauche (pl. 12, fig. 8) a la forme d'un rein normal; elle est un peu plus courte que la droite; sa plus grande hauteur est un peu en arrière du milieu. La marge dorsale forme un arc régulier et passe insensiblement à la marge antérieure comme à la marge postérieure. Le bord ventral de la coquille forme, en avant du milieu, une inflexion régulière et s'avance des deux côtés en un arc s'élevant régulièrement.

Dans la structure des valves on note quelques différences peu accusées. La marge antérieure de la valve droite (pl. 12, fig. 10) a une membrane hyaline très étroite, au-dessous de laquelle se trouve une large marge. Du bord antérieur de la marge, mais également au bord de la membrane hyaline, sortent de courtes soies.

La marge de la valve gauche (pl. 12, fig. 11) a également une membrane hyaline à peine perceptible. La marge de la valve gauche est beaucoup plus large que celle de la valve droite. La structure de la marge postérieure (pl. 12, fig. 12) est semblable chez les deux coquilles. La membrane hyaline est assez large. Il y a beaucoup de soies, elles naissent sur de petites aspérités.

Il n'y a pas de canaux porifères.

Vues d'en haut, les valves (pl. 12, fig. 13) ont la forme régulière d'un œuf. Les parois des valves sont minces, flexibles et transparentes. Sur la surface, on remarque de petites soies courtes. La couleur de la coquille est d'un jaune-vert.

Les impressions musculaires (pl. 12, fig. 19) sont au nombre de quatre. Elles sont très grandes, placées par paires, l'une au-dessous de l'autre.

Les soies natatoires de la seconde antenne (*a*) atteignent à peine les griffes; les deux avant-derniers articles ont des soies fines.



Fig. II.

Strandesia rouxi n. sp. — Femelle.

a deuxième antenne, *b* palpe maxillaire, *c* épine de la maxille, *d* première patte, *e* deuxième patte, *f* furca.

a, *b*, *d*, *e*, *f* Reich. oc. I, obj. 6; *c* Reich. oc. V, obj. 6.

Sur l'avant-dernier segment s'insèrent trois grandes griffes dentelées, une soie courte et une longue. Sur le dernier article sont fixées une soie en forme de griffe et une griffe dentelée.

La longueur du dernier article du palpe maxillaire (*b*) dépasse la largeur d'à peu près une fois et demie. La structure de la première (*d*) et de la deuxième pattes (*e*) ressemble à celle des autres espèces.

La furca (*f*) est très longue, étroite, à peine courbée. Le bord postérieur est couvert de soies très courtes. La soie antérieure est de moitié plus longue que la première griffe. Cette griffe est bien développée et sa longueur atteint la moitié de celle de la furca. La seconde griffe est nettement plus courte; toutes deux sont dentelées. La soie postérieure, très réduite, s'insère tout près de la griffe postérieure.

Localités: Nouvelle-Calédonie. Etang de Koné, 7 août 1911; étang près de Canala, 21 octobre 1911; étang à la Foa, 16 janvier 1912.

Je me fais un plaisir de dédier cette nouvelle espèce à M. le Dr J. Roux qui a récolté ces matériaux.

Herpetocypris caledonica n. sp.

Fig. III et Pl. 12, fig. 14-18; pl. 13, fig. 1.

Femelle.

Longueur: 1,48 mm., hauteur: 0,64 mm., diamètre: 0,52 mm.

Les valves présentent, vues latéralement, la forme allongée d'un rein. La longueur de la coquille dépasse presque de 1½ fois la hauteur.

La marge dorsale de la valve droite (pl. 13, fig. 1), qui décrit une ligne légèrement arquée, fait avec le bord antérieur un angle bien visible et un autre avec le bord postérieur. La marge antérieure décrit un arc presque régulier et forme, vers le bord ventral, un angle presque imperceptible. La marge ventrale a une forme sinueuse. Avec le bord postérieur elle forme un angle plus émoussé qu'à l'avant. La marge postérieure a une forme étirée, mais arrondie.

La structure de la marge antérieure comme celle de la marge postérieure est bien distincte. La marge antérieure (pl. 12, fig. 14) a une large membrane hyaline. La lamelle interne est large, finement rayée, ça et là réticulée. Les canaux porifères sont minces, tantôt simples, tantôt en forme de pinceau. La marge postérieure (pl. 12, fig. 15) a une assez large membrane hyaline et des canaux porifères, mais ces derniers sont plus courts et plus épais que ceux du bord antérieur et rarement fourchus. La réticulation de la lamelle est bien visible.

La forme extérieure de la valve gauche diffère à peine de la droite, elle est un peu plus basse qu'elle. Par contre, on remarque une

grande différence dans la structure des marges. Les couches de la marge antérieure de la valve gauche (pl. 12, fig. 16) se confondent; les canaux porifères sont courts et se ramifient fortement en forme

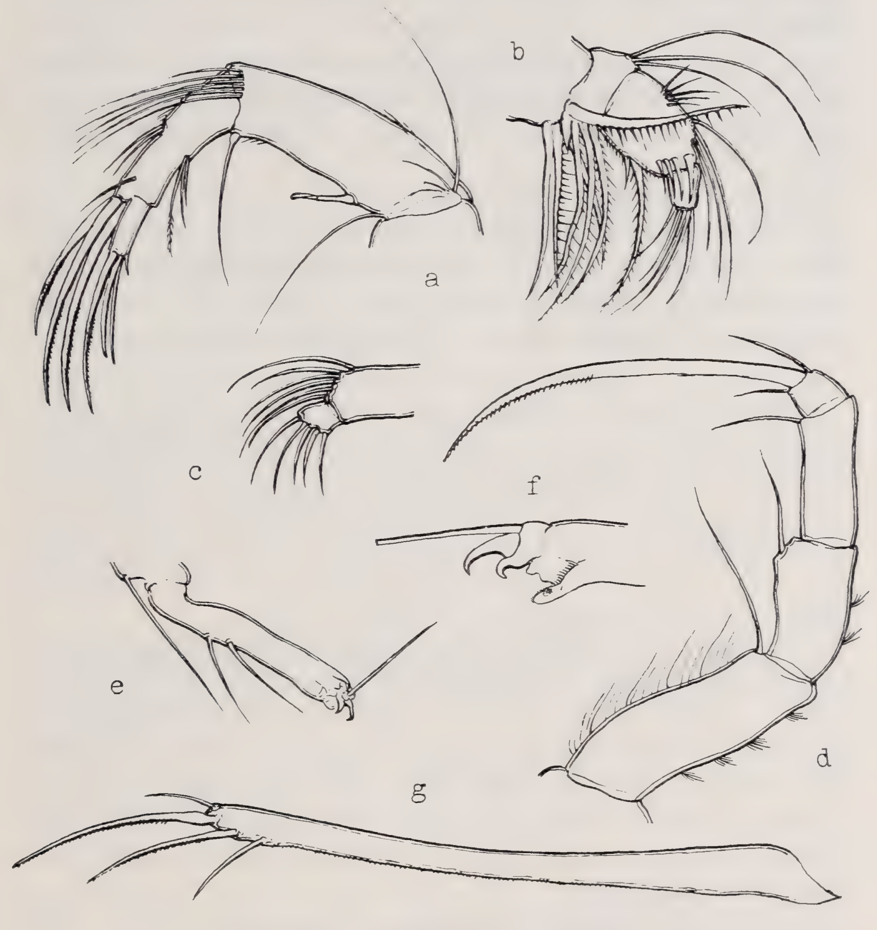


Fig. III.

Herpetocypris caledonica n. sp. — Femelle.

a deuxième antenne, *b* palpe mandibulaire, *c* palpe maxillaire, *d* première patte, *e* deuxième patte, *f* dernier segment de la deuxième patte, *g* furca. *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *g* Reich. oc. I, obj. 6; *f* Reich. oc. III, obj. 6.

de pinceau; la lamelle interne est large et présente une structure réticulée. La structure de la marge postérieure de la valve gauche (pl. 12, fig. 17) ressemble beaucoup à celle du bord correspondant

de la valve droite, mais les canaux porifères se divisent plus fortement qu'au bord antérieur.

Vue d'en haut, la coquille (pl. 12, fig. 18) présente la forme régulière d'un canot dont la plus grande largeur se trouve au milieu.

Les parois de la coquille sont très épaisses, le dessus est finement pointillé. Pas de poils. Couleur jaune-verdâtre. Les impressions musculaires sont au nombre de quatre et placées à peu près au milieu.

Les soies natatoires de la deuxième antenne (*a*) sont courtes, à peu près de même longueur; elles n'atteignent pas le dernier article. De la marge distale de l'avant-dernier segment sortent trois grandes griffes, légèrement recourbées et dentelées. Le dernier article porte une griffe dentelée et deux soies en forme de griffe.

La rangée de soies du palpe mandibulaire (*b*) est forte. Près de la marge distale de l'avant-dernier article s'insèrent quatre soies en forme de griffes. La largeur du dernier segment du palpe maxillaire (fig. *c*) dépasse sa longueur et l'article est dilaté à son extrémité.

Le bord antérieur du premier article de la première patte est garnie de fines soies (*d*). Le bord postérieur de cet article, comme aussi celui du second, portent des pinceaux de fines soies. Le dernier article se termine par une grande griffe.

A l'endroit où se réunissent les deuxièmes et troisièmes articles de la deuxième patte, on aperçoit deux soies bien développées (*e*, *f*). Le dernier article est très court, il porte au sommet une longue soie et deux soies de différente longueur, en forme de griffes.

La furca (*g*) est bien développée. Elle est longue, en forme de sabre, arquée. Le bord postérieur porte de fines soies. La soie postérieure est assez développée; la soie antérieure est faible. Les deux griffes puissantes.

L o c a l i t é : Nouvelle-Calédonie, étang près de La Foa, 16 janvier 1912.

Herpetocypris caledonica n. sp., var. *minor* n. var.

(Pl. 13, fig. 2-6.)

Femelle.

Longueur: 1,12 mm., hauteur: 0,5 mm., diamètre: 0,48 mm.

Vues latéralement, les deux valves sont égales. La valve gauche (pl. 13, fig. 2) a la forme d'un rein allongé. La longueur dépasse la

hauteur dans la proportion de $1^1/_4$. La marge dorsale décrit un arc irrégulier qui s'abaisse visiblement dans son tiers postérieur. Elle passe à la marge antérieure en formant un angle émoussé et passe insensiblement à la postérieure. La marge antérieure est plus étroitement arrondie que la postérieure; toutes deux passent insensiblement à la marge ventrale qui présente une concavité bien marquée dans sa région médiane. Le bord antérieur est muni d'une mince membrane hyaline. La lamelle interne (pl. 13, fig. 3) est large aux extrémités antérieures des deux valves; elle a une structure réticulée. La marge antérieure est richement munie de canaux porifères courts et non ramifiés. Sur la marge externe se trouvent des soies courtes et nombreuses. Sur la marge externe de la valve gauche (pl. 13, fig. 4) se trouve, dans la région postérieure, une membrane hyaline étroite, comme c'est le cas pour la valve droite (pl. 13, fig. 5). Il n'y a point de canaux porifères.

Vues d'en haut, les valves (pl. 13, fig. 6) présentent la forme d'une ellipse dont l'extrémité antérieure est un peu plus mince que la postérieure; la plus grande largeur (diamètre) se trouve au milieu.

Les parois, la structure de la coquille ainsi que les impressions musculaires sont les mêmes que pour l'espèce précédemment décrite.

Je n'ai pas trouvé de différences notables dans l'organisation, excepté à la deuxième antenne et à la deuxième patte, c'est pourquoi je regarde cet Ostracode comme une variété de l'espèce précédente.

Localité: Nouvelle-Calédonie, étang près de La Foa, 16 janvier 1912.

Stenocypris malcolmsoni (Brady).

Fig. IV et Pl. 13, fig. 7-8.

Cypris cylindrica var. *major* Baird: Proceed. Zool. Soc. London, 1858, vol. 27, p. 233, pl. 63, fig. 3, 4.

Cypris malcolmsonii Brady: Journ. Linn. Soc. London, vol. 19, p. 297, pl. 38, fig. 5-7.

Stenocypris malcolmsonii Sars: Forh. Selak. Christian. 1889., N° 8, p. 28, pl. I, fig. 7-8; pl. 5, fig. 104.

Stenocypris malcolmsonii (Brady) in: MONIEZ: Ergebnisse einer Reise in niederländisch Ost-Indien von M. WEBER, Bd. II, 1891, p. 129.

Stenocypris malcolmsonii (Brady) in VAVRA: Die Süsswasserostracoden Deutsch-Ostafrikas, Bd. IV, 1896, p. 14, fig. 1-5.

Stenocypris major Baird in DADAY: Természetrajzi Füzetek, 1898, Bd. XXI, p. 69, fig. 34.

Stenocypris malcolmsonii (Brady) in KLIE: Arch. f. Hydrobiolog., 1932, Suppl. Bd. XI, « Tropische Binnengewässer », Bd. III, p. 447-502.

Femelle.

Longueur: 1,42 mm., hauteur: 0,64 mm., diamètre: 0,52 mm.

La coquille de cet Ostracode ressemble, en ce qui concerne la forme et la structure, au *Stenocypris malcolmsonii* (Brady); nous la rapportons donc à cette espèce. Son organisation présente quelques

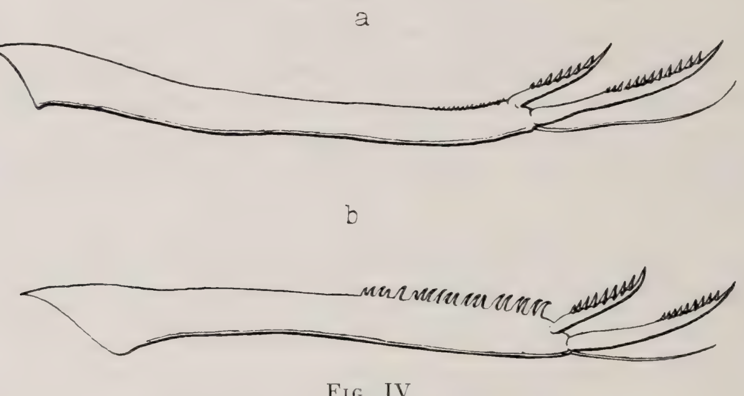


FIG. IV.
Stenocypris malcolmsoni (Brady). — Femelle.
a, *b* furca.

différences dans la dentelure de la furca droite; j'ai constaté chez mes sujets que les dents latérales pouvaient être doubles ou triples.

Localités: Nouvelle-Calédonie: étang au-dessus de Canala, 7 août 1911; étang de Koné, 21 octobre 1911.

Observations: Cette espèce est la plus commune parmi les *Stenocypris*. Elle possède une aire d'extension très vaste vers l'Est. Elle est connue des régions de l'Afrique orientale, de Ceylan et des Indes, de Sumatra, Java et de l'Australie; la limite orientale est aujourd'hui la Nouvelle-Calédonie.

Stenocypris marginata Daday.

Fig. V et Pl. 13, fig. 9-13.

J. v. DADAY: *Untersuchungen über die Süsswasser-Mikrofauna Deutsch-Ost-Afrikas.* Zoologica, Stuttgart 1910, Heft 59, Taf. XI, fig. 27-32, p. 187.

W. KLIE: *Die Ostracoden der Deutschen limnologischen Sunda-Expedition.* Archiv für Hydrobiologie, Suppl. Bd. XI, « Tropische Binnengewässer », Bd. III, 1932, p. 476.

Femelle.

Longueur: 2,15 mm., hauteur: 0,85 mm., diamètre: 0,64 mm.

Les deux valves de la coquille se ressemblent. Vues latéralement, elles présentent la forme d'un large rein. La longueur de la coquille

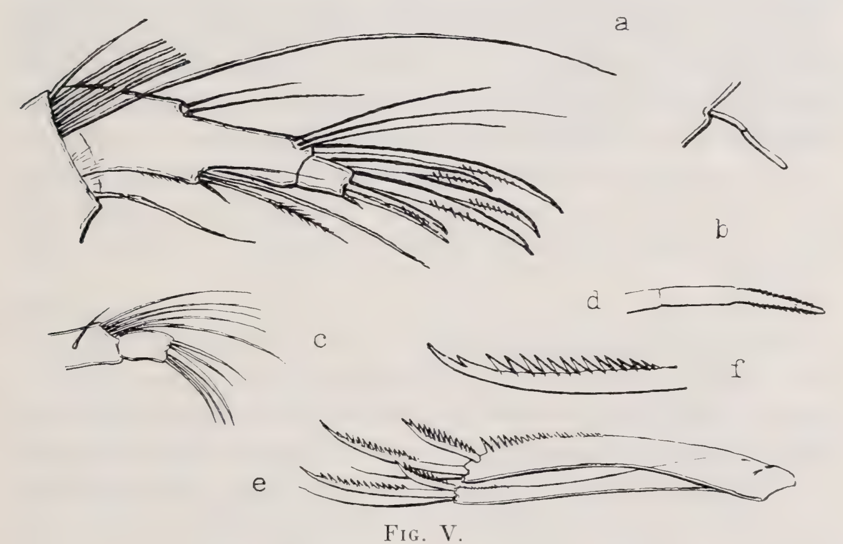


FIG. V.

Stenocypris marginata Daday. — Femelle.

a deuxième antenne, *b* soie sensorielle, *c* palpe maxillaire, *d* griffe de celui-ci, *e* furca, *f* première griffe de la furca.
a, *b*, *c*, *e* Reich. oc. I, obj. 6; *d*, *f* Reich. oc. III, obj. 6.

dépasse la hauteur dans la proportion de $1\frac{1}{2}$. La plus grande hauteur se trouve au tiers postérieur (pl. 13, fig. 9).

La marge dorsale est légèrement anguleuse. Dans la région antérieure, elle descend un peu et forme ainsi un petit angle émoussé; dans la région postérieure, l'angle est encore moins saillant. Les

deux marges antérieure et postérieure sont arrondies, mais la postérieure l'est un peu moins que l'antérieure. La marge ventrale dessine une concavité très nette; avec elle la marge antérieure forme un angle émoussé.

Les marges ont une large lamelle interne qui est finement réticulée. La structure de la marge antérieure des valves droite et gauche (pl. 13, fig. 10, 11) présente de légères différences. Il y a toujours une étroite membrane hyaline, celle de la valve droite étant plus étroite que celle de la valve gauche. La structure de la marge postérieure est semblable à celle de la marge antérieure, mais la membrane hyaline est plus étroite ainsi que la lamelle interne. Les canaux porifères sont développés non seulement aux régions latérales des valves, mais encore à la marge ventrale; ils sont longs, très rapprochés les uns des autres et ne sont pas fourchus.

Chez des sujets dont la forme et les dimensions de la coquille sont normaux, on remarque que les canaux porifères manquent totalement ou ne sont qu'à peine développés. Parmi les individus examinés se trouvent aussi de jeunes exemplaires.

Vue d'en haut, la coquille présente la forme régulière d'un canot (pl. 13, fig. 12). Les parois en sont très minces et hyalines; la surface, presque entièrement unie et brillante, est d'un jaune-verdâtre.

Les impressions musculaires (pl. 13, fig. 13) sont au nombre de six; elles sont disposées en cercle.

Les soies natatoires de la deuxième antenne (*a*) atteignent la longueur des griffes. Au bord de l'avant-dernier article se trouvent deux griffes larges et une autre plus courte, grossièrement dentelées. A l'extrémité du dernier article on remarque une griffe semblable, aussi longue que celles de l'avant-dernier article et une autre qui atteint à peine la longueur de l'article pénultième. Le segment distal porte encore une soie dentelée, une soie sensorielle et deux autres soies de longueur différente.

La longueur du dernier article du palpe maxillaire (*c*) est presque le double de la largeur; les deux grandes griffes (*d*) sont finement dentelées.

La furca est courte (*e*). L'asymétrie entre la branche gauche et la branche droite est fort visible. La branche droite est très arquée, partout de la même largeur, et est en forme de sabre. La gauche est presque rectiligne, rétrécie vers l'avant. La soie anté-

rieure, très fine, atteint, à gauche, la longueur de la première griffe, à droite elle est un peu plus courte. La première griffe (*f*) est très forte et légèrement recourbée; la seconde atteint la moitié de la longueur de la première; toutes deux sont grossièrement dentelées. Sur le bord postérieur droit se trouvent 10 ou 12 puissantes épines qui se terminent en poils grossiers. La garniture de soies de la furca gauche est presque imperceptible.

A part cela, l'organisation est semblable à celle des autres espèces du genre.

Localités: Nouvelle-Calédonie: étang au-dessus de Canala, env. 150 m. alt., 7 août 1911; La Foa, 21 octobre 1911; étang près de Koné, 16 janvier 1912.

Observations: En considérant la forme et la structure des valves, cette forme est, parmi les espèces similaires, celle qui ressemble le plus au *Stenocypris marginata* Daday. De petites différences sont visibles dans la forme générale, dans la disposition des impressions musculaires et dans celle de la deuxième antenne; cependant ces divergences n'empêchent nullement d'identifier ces exemplaires avec l'espèce décrite par Daday.

Cypridopsis sarasini n. sp.

Fig. VI et Pl. 13, fig. 14-17.

Femelle.

Longueur: 0,48 mm., hauteur: 0,27 mm., diamètre: 0,35 mm.

Vue latéralement, la valve diffère légèrement du type général. Tandis que les valves, dans la plupart des cas, présentent la forme d'un rein régulier ou d'un rein élevé, chez cette espèce, la valve a la forme d'un rein allongé et irrégulier.

La plus grande hauteur de la valve gauche (pl. 13, fig. 14) se trouve dans le tiers antérieur, au-dessus de l'œil. Ici, la marge dorsale forme un arc bien marqué et de là se dirige vers la marge antérieure en pente fortement déclive et vers la marge postérieure en pente moins forte. Les deux extrémités sont arrondies, l'antérieure étant un peu plus pointue que la postérieure. En son milieu s'élève une protubérance bien visible. La structure des deux marges antérieure et postérieure (pl. 13, fig. 15) est semblable; on ne remarque ni membrane hyaline ni canaux porifères.

Dans sa forme, la valve droite ressemble à la gauche; une petite différence est cependant à noter, c'est que la marge ventrale ne

forme pas de protubérance et qu'elle est presque plate. Il y a de plus grandes différences dans la structure des zones latérales. A la marge antérieure de la valve droite (pl. 13, fig. 16) il y a une membrane hyaline et des canaux porifères; ces derniers naissent sur de petites aspérités aplaties.

Vue d'en haut (pl. 13, fig. 17), la coquille a la forme régulière d'un œuf; le plus grand diamètre est au milieu. La paroi des valves est épaisse; à sa surface on remarque de rares petits points d'où sortent des poils courts. La couleur de la coquille est d'un jaune verdâtre ou noirâtre.

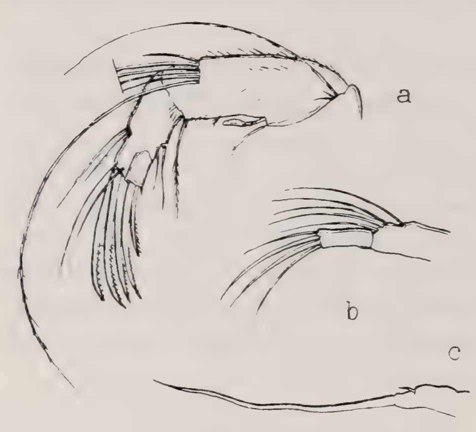


Fig. VI.
Cypridopsis sarasini n. sp. — Femelle.
a deuxième antenne, *b* palpe maxillaire, *c* furca.
a Reich. oc. I, obj. 6; *b*, *c* Reich. oc. III, obj. 6.

Les impressions musculaires sont au nombre de quatre; elles sont disposées en cercle.

Les soies natatoires de la deuxième antenne (*a*) dépassent de beaucoup les griffes. Des faces extérieure et intérieure de l'avant-dernier article sortent deux soies doubles, inégales, et au sommet se trouve une griffe grossièrement dentelée et deux griffes d'égale longueur. Le dernier article est télescopé dans l'avant-dernier; il porte une griffe en forme de soie et une soie en forme de griffe.

Le dernier article du palpe maxillaire (*b*) est mince et a une forme cylindrique.

La soie de la seconde patte est beaucoup plus longue que l'avant-dernier article.

La base de la furca (*c*) est très étroite et longue. Elle se continue en un fouet à la base duquel une petite soie est visible.

D'une manière générale, l'organisation est sembalble au type normal.

L o c a l i t é : Iles Loyalty: Ouvéa, 13 mai 1912.

Je me fais un plaisir de dédier cette nouvelle espèce à M. le Dr Fr. Sarasin.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 12.

Fig. 1-7. *Notodromas major* n. sp.

1.	Valve gauche du mâle, vue latéralement	Reich.	oc. I,	obj. 3.
2.	» droite du mâle, vue latéralement.	»	»	»
3.	» gauche de la femelle, vue latéralement.	»	»	»
4.	Marge antérieure de la valve gauche.	»	oc. V,	obj. 3.
5.	» » » » » droite.	»	»	»
6.	Coquille, vue de dos.	»	oc. I,	obj. 3.
7.	Ornementation d'une valve et impressions musculaires.	»	oc. V,	obj. 3.

Fig. 8-13 et 19. *Strandesia rouxi* n. sp.

8.	Valve gauche de la femelle, vue latéralement.	Reich.	oc. I.	obj. 3.
9.	» droite de la femelle, vue latéralement.	»	»	»
10.	Marge antérieure de la valve droite.	»	oc. II,	obj. 6.
11.	» » » » » gauche.	»	»	»
12.	» postérieure de la valve gauche.	»	»	»
13.	Coquille vue d'en haut.	»	oc. I,	obj. 3.
19.	Impressions musculaires.	»	oc. II,	obj. 6.

Fig. 14-18. *Herpetocypris caledonica* n. sp.

14.	Marge antérieure de la valve droite, femelle.	Reich.	oc. III,	obj. 3.
15.	» postérieure de la valve droite, femelle.	»	»	»
16.	» antérieure de la valve gauche, femelle.	»	»	»
17.	» postérieure de la valve gauche, femelle.	»	»	»
18.	Coquille, vue d'en haut.	»	oc. I,	obj. 3.

Planche 13.

Fig. 1. *Herpetocypris caledonica* n. sp.

1. Valve droite de la femelle, vue latéralement.	Reich. oc. I,	obj. 3.

Fig. 2-6. *Herpetocypris caledonica* n. sp., var. *minor* n. var.

2. Valve gauche de la femelle, vue latéralement.	Reich.	oc. I,	obj. 3.
3. Extrémité antérieure de la coquille gauche.	»	oc. III,	obj. 3.
4. » postérieure de la coquille gauche.	»	»	»
5. » » de la coquille droite.	»	»	»
6. Coquille, vue d'en haut.	»	oc. I,	obj. 3.

Fig. 7-8. *Stenocypris malcolmsoni* (Brady).

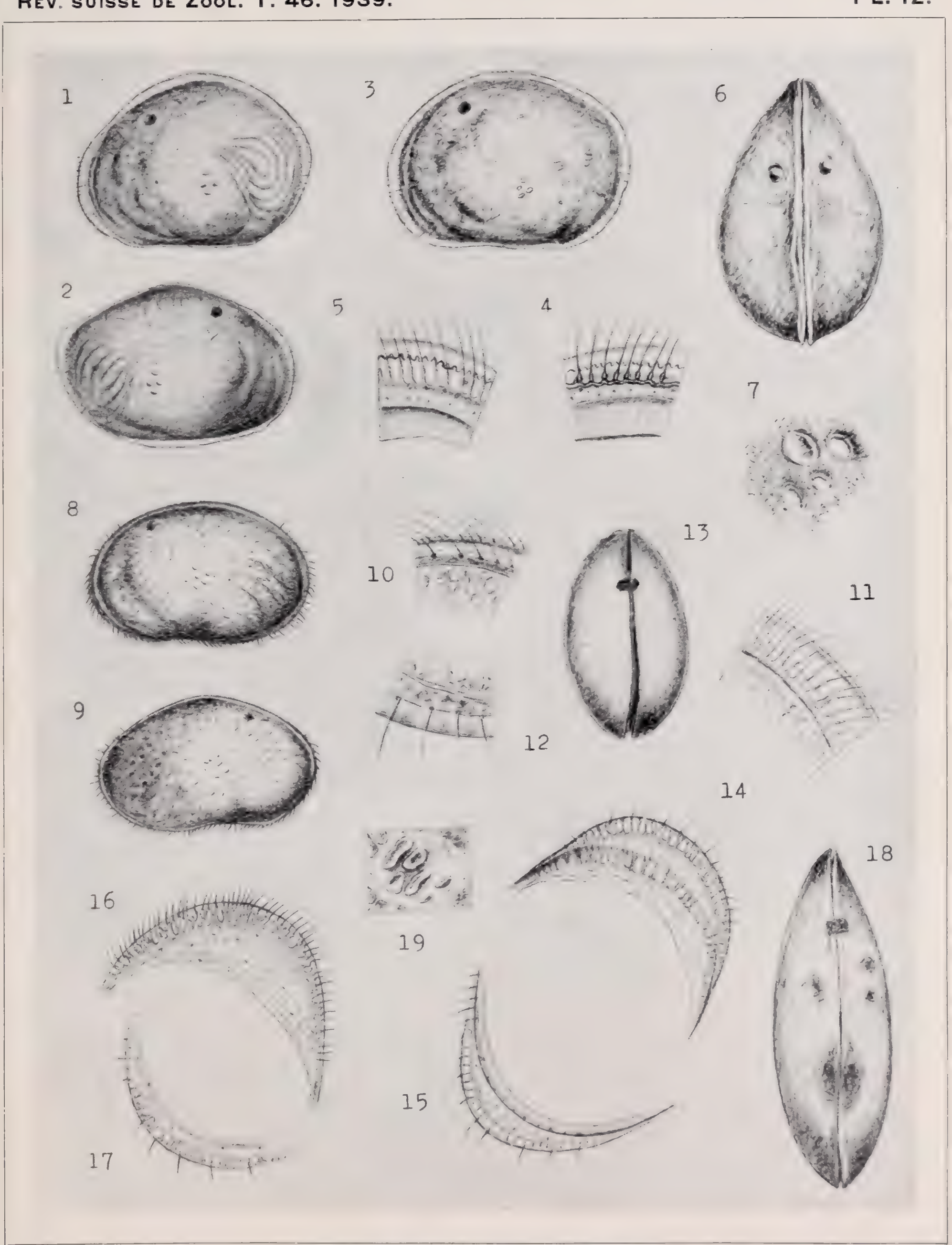
7. Valve gauche de la femelle, vue latéralement.	Reich.	oc.III,	obj. 0.
8. Coquille, vue d'en haut.	»	»	»

Fig. 9-13. *Stenocypris marginata* Daday.

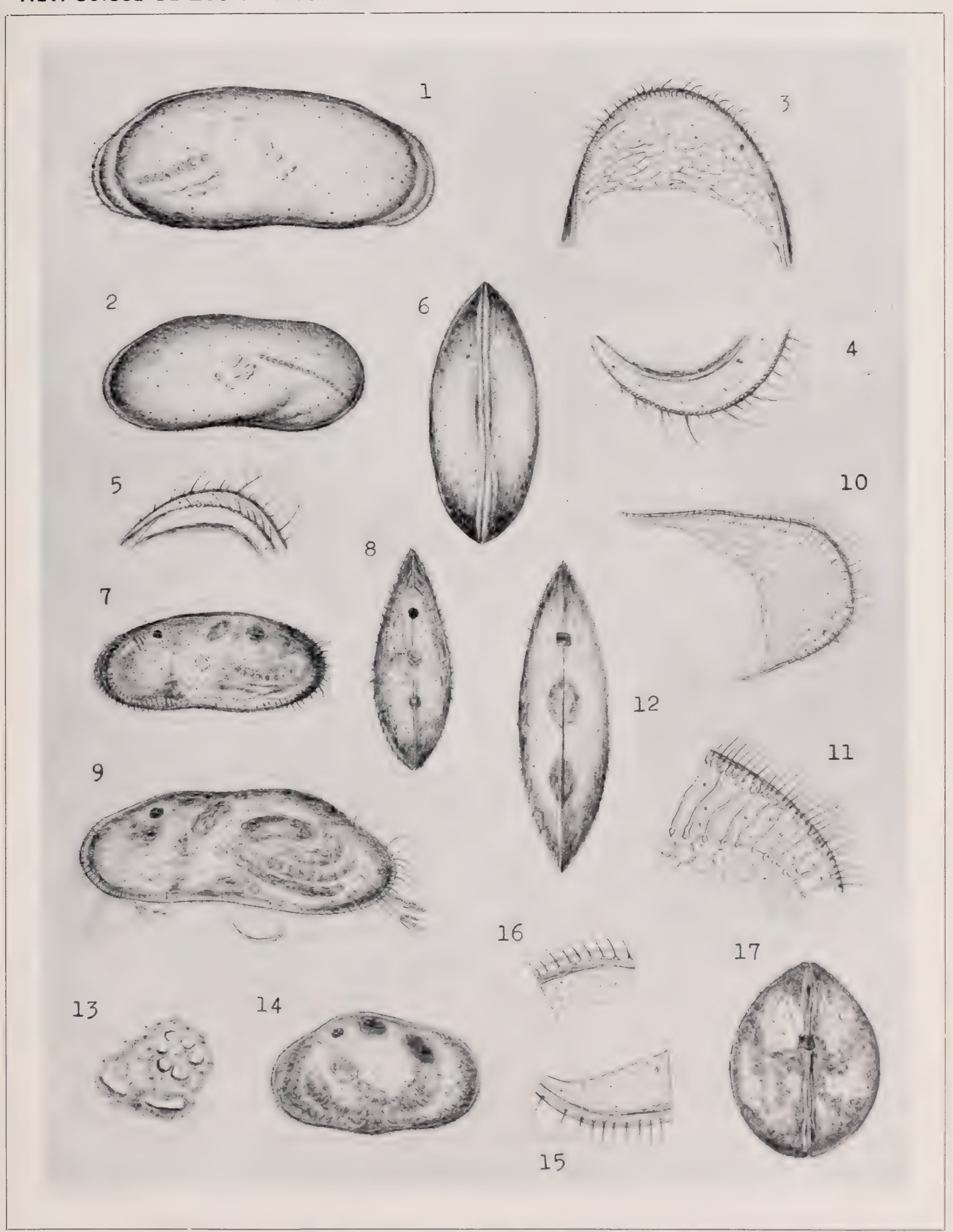
9. Valve gauche de la femelle, vue latéralement.	Reich.	oc. III,	obj. 0.
10. Extrémité antérieure de la valve droite.	»	oc. I,	obj. 3.
11. » » » » » »	»	oc. V,	obj. 3.
12. Coquille, vue d'en haut.	»	oc. III,	obj.0.
13. Impressions musculaires.	»	oc. III,	obj.3.

Fig. 14-17. *Cypridopsis sarasini* n. sp.

14. Valve gauche de la femelle, vue latéralement.	Reich.	oc. II,	obj. 3.
15. Extrémité postérieure de la valve gauche.	»	oc. I,	obj. 6.
16. » antérieure de la valve droite.	»	oc. I,	obj. 6.
17. Coquille, vue d'en haut.	»	oc. II,	obj. 3.



G. MÉHES. — OSTRACODES.



G. MÉHES. — OSTRACODES.

Tome 46, nº 18. — Octobre 1939.

Die Entstehung einiger Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern und Vögeln

von

Monika HOLZAPFEL

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern und der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.)[1]

Mit 4 Textabbildungen.

Auf einem Rundgang durch eine Zirkusmenagerie wird uns sehr bald auffallen, dass sich viele Tiere in eigenartig rhythmischer Weise bewegen. Da finden wir z. B. einen angeketteten Elefanten, der sich mit dem ganzen Vorderkörper hin- und herwiegt; oder wir sehen einen Eisbären, der fast pausenlos mit dem Kopf nickt. In einem anderen Käfig geht ein Leopard unermüdlich dem Gitter entlang hin und her. Ein Braunbär geht in seinem Käfig im Kreise, eine Hyäne in 8-förmiger Bahn herum.

Solche Bewegungswiederholungen von automatischem und zwangsartigem Charakter nennt man Bewegungsstereotypien. Sie sind nicht nur in Zirkusmenagerien, sondern auch in Zoologischen Gärten vor allem bei Säugetieren, aber auch bei Vögeln verbreitet. Bei in Aquarien gehaltenen Fischen (Jarmer 1928, S. 39) und bei im Zimmer gehaltenen Schildkröten (Ditmars 1933, S. 69 f.) sind Bewegungsstereotypien ebenfalls nachgewiesen worden. Was haben sie zu bedeuten ? Wie kommen sie zustande ?

Hediger hat (1934) gezeigt, dass es neben organisch durch Vitaminmangelkrankheiten oder Parasiten erzeugte Bewegungsstereotypien (z. B. Drehen junger Löwen, Drehkrankheit der Schafe) auch solche gibt, die psychischen Störungen entspringen.

[1] Ermöglicht durch die Basler Stiftung für experimentelle Zoologie.

Er hat erstmals nachdrücklich darauf hingewiesen, dass diese Erscheinungen vom tierpsychologischen Standpunkt besonderes Interesse verdienen und gab auch Hinweise auf die Entstehung solcher Bewegungsweisen, auf die wir noch zurückkommen werden. Ein grösseres Beobachtungsmaterial sowie experimentelle Befunde lagen über dieses Gebiet nicht vor. Ich habe mich in den letzten Jahren mit der Analyse der psychisch bedingten Bewegungsstereotypien teils beobachtend, teils experimentierend beschäftigt (vgl. Holzapfel 1938, 1939, 1939*a*). Durch ein Stipendium der Basler Stiftung für experimentelle Zoologie wurde es mir möglich gemacht, während mehrerer Monate im Basler Zoologischen Garten Beobachtungen und Experimente anzustellen und durch ein Reisestipendium der gleichen Stiftung zwölf Zoologische Gärten in Deutschland, England und Frankreich zu besuchen. So konnte ein grosses Beobachtungsmaterial zusammengetragen und dadurch unsere Kenntnisse über die Bewegungsstereotypien teils bestätigt, teils erweitert und vertieft werden. Ich möchte der Basler Stiftung für experimentelle Zoologie hier für ihre tatkräftige Unterstützung meinen allerbesten Dank aussprechen.

Bei näherer Beschäftigung mit Bewegungsstereotypien stellt man bald fest, dass sie bei den allerverschiedensten Säuger- und Vogelarten auftreten, in allen Stufen vom geringen kurzdauernden Ansatz bis zu schweren Formen. Die schwächeren Formen sind ausserordentlich häufig. Bewegungsstereotypien können fast nie auf einen einzigen Faktor zurückgeführt werden. An der Entstehung sind meist drei Hauptfaktoren beteiligt: 1. Die Tendenz zur Gewohnheitsbildung; 2. ein Affekt; 3. eine Stauung dieses Affektes, d. h. eine äussere oder innere Behinderung der normalen Affektentladung. Diese drei Faktoren sollen im folgenden in ihrer Beziehung zur Bewegungsstereotypie besprochen werden.

1. Gewohnheitsbildung.

Die Tendenz zur Wiederholung der gleichen Handlungen, d. i. zur Gewohnheitsbildung ist eines der auffallendsten Verhaltensmerkmale der höheren Tiere (vgl. Buytendijk 1933, S. 70 f., 97 und Hediger 1934, S. 352). Häufig beruht sie auf der Bevorzugung einer bekannten vor fremden Situationen. Von Uexküll (1934) hat als erster auf die Bedeutung des „bekannten Weges“ für das

Verhalten von verschiedenen Wirbeltieren hingewiesen. Bei Kampffischen wurde z. B. festgestellt, dass ein an einen Umweg zum Futter gewöhnter Fisch diesen auch dann benützte, wenn er das Futter direkt hätte erreichen können. Auch Ratten benutzen den gewohnten Umweg noch lange, wenn ihnen der direkte Weg offensteht. Von Uexküll hat gezeigt, dass das Unbekannte als solches auf viele Tiere eine abstossende Wirkung ausübt. Er sagt, „dass der bekannte Weg sich wie eine Strecke eines leichtflüssigen Mediums innerhalb einer zähflüssigen Masse auswirkt". Bei Säugern im Freileben kommt diese Tendenz, einmal begangene Wege wieder zu gehen, in den sog. „Wechseln" besonders zum Ausdruck.

Der „bekannte Weg" spielt nun im Gefangenleben bei vielen Tieren ebenfalls eine grosse Rolle. Auch in einem kleineren Käfig sind für ein Tier durchaus nicht alle Teile gleichwertig und zum Begehen gleich einladend. Wird ein Säugetier in einen leeren Käfig gesetzt, so wird man meist beobachten, dass Ecken und Wände gegenüber dem freien Raum bevorzugt werden, da diese offenbar ein Gefühl der Deckung geben. Neugierige Tiere werden dagegen vom Gitter angezogen. Diese bevorzugten Bereiche können dann zu einem Spazierweg werden, der in stereotyper Weise immer wieder begangen wird. Die Wiederholungstendenz bewirkt, dass auch dann noch an der bestimmten Strecke zäh festgehalten wird, wenn die übrigen Teile des Käfigs oder Geheges ebenfalls Bekanntheitscharakter erhalten haben. Man kann ein regelmässiges Auf- und Abgehen auf einer genau festgelegten Strecke z. B. bei Bären häufig beobachten. Voraussetzung für die Entstehung solcher gewohnheitsbedingter Bewegungsstereotypien ist ein verhältnismässig starkes spontanes Bewegungsbedürfnis. Basierend auf Untersuchungen von Szymanski (1920) teilt Hediger (1938, S. 1860) die Aktivität des höheren Tieres ein in 1. Aktivität aus innerer Notwendigkeit und 2. Aktivität aus äusserem Anlass. Die erste Aktivitätform, die man, etwas ungenau, auch einfach als Bewegungsdrang bezeichnet hat, ist je nach der Tierart ausserordentlich verschieden, z. B. beim Löwen sehr gering, beim Bären recht gross. Die einfachste Form der Bewegungsstereotypie, der stereotype Spaziergang, wäre also auf Aktivität aus innerer Notwendigkeit und gleichzeitigem zähem Festhalten am bekannten Weg zurückzuführen. Wir finden auch

im menschlichen Leben viele Parallelen zu solchem stereotypen Festhalten an bekannten Wegen. Diese Neigung fällt nur deshalb nicht so stark auf, weil sie vielfach durch die Notwendigkeit überdeckt wird, derartigen Tendenzen entgegenzuwirken.

Neben diesen einfachen Stereotypien gibt es aber viele, zu deren Verständnis die genannten Faktoren nicht ausreichen und für deren Zustandekommen nach anderen Ursachen gesucht werden musste. Es hat sich gezeigt, dass Affekte an der Wurzel sehr vieler Bewegungsstereotypien stehen und dass selbst die genannten stereotypen Spaziergänge wahrscheinlich nur selten ganz affektlos vor sich gehen, sondern gewissermassen Affektkeime enthalten, die die abgeschrittene Strecke mitbestimmen. Man kann also affektlose oder affektschwache den affektstarken Bewegungsstereotypien gegenüberstellen.

2. Der Affekt.

Die Affektsituation als Auslöser einer Bewegungsstereotypie wurde in folgender Weise erkannt. Es wurde die Frage untersucht, ob Bewegungsstereotypien zu bestimmten Aussenfaktoren in Beziehung gebracht werden können. Bei einer Anzahl von Pferden (Holzapfel 1938, S. 60 f.) und zwei Lippenbären (1939*a*) wurde die Zahl der Einzelausschläge beim sog. Weben, d. i. das Hin- und Herpendeln mit dem Kopf, während mehrerer Tagen oder Wochen gezählt und alle wesentlichen gleichzeitig in der Umgebung vor sich gehenden Vorgänge registriert. Man kann dann die Zahl der Ausschläge pro Viertel- oder pro halbe Stunde in eine Kurve eintragen und die wichtigsten Vorgänge in das betreffende Zeitintervall einsetzen. Es zeigte sich, dass die höchsten Kurvengipfel ziemlich regelmässig zeitlich eng mit den für ein gehaltenes Säugetier wichtigsten und aufregendsten Vorgängen, also Fütterung, Kotabgabe und Lärm verbunden sind. Dies sei an einigen Kurvenbildern veranschaulicht. Abb. 1 stellt die Stärke des Webens bei einem angehalfterten Pferd dar. Wir finden am Vormittag und Nachmittag einen im Prinzip übereinstimmenden Kurvenverlauf. Das Weben beginnt jeweils eine Zeitlang vor der Heufütterung (H_2). Den Anstoss zum Beginn gibt meist eine Störung (S) durch Herbeikommen des Wärters, durch Lärm (L) in Verbindung mit der Vorbereitung zur Fütterung. Auch Koten

und Harnen (K, H_1) sind Anlass zum Weben. Da Hafer vor Heu stark bevorzugt wurde, finden wir in der Viertelstunde vor der Haferfütterung (H_3) die höchsten Kurvengipfel, d. h. die grösste Steigerung des Webens, oft begleitet durch ein-

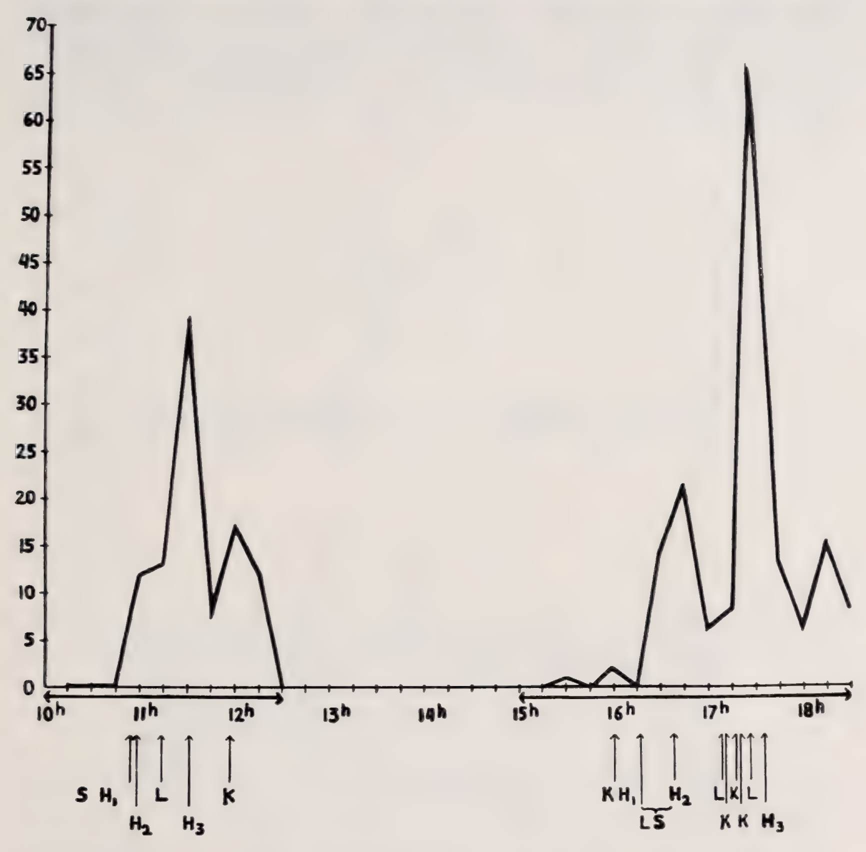


ABB. 1.

Graphische Darstellung des Webens bei Pferdestute "Jalousie" am 6. April 1937. Die Abszisse gibt die Tageszeit an, die Ordinate die Zahl der Pendelbewegungen in Einheiten von je 10 (oder weniger) Einzelausschlägen. Die Summe der Einzelausschläge pro 15 Minuten sind (in Zehnereinheiten) am Ende jeder Viertelstunde eingetragen. Die Stute machte z. B. zwischen 12 und 12.15 Uhr 113 Einzelausschläge. Diese sind in der Kurve um 12.15 Uhr als 12 Einheiten vermerkt. — Die wichtigsten das Weben begleitenden Vorgänge sind unterhalb der Kurve mit genauer Zeitangabe (Pfeile !) angeführt.

Zeichenerklärung: ⟵⟶ = Beobachtungszeit. S = Störung durch Hantieren des Wärters in der Nähe des Pferdes. H_1 = Harnen. H_2 = Heufütterung. L = Lärm durch vorüberfahrenden (Hafer-) Karren. H_3 = Haferfütterung. K = Koten.

bis mehrmaliges Koten, das die starke Erregung ebenfalls zum Ausdruck bringt. Nach der Haferfütterung fällt die Kurve rasch ab, um nach Leerung der Krippe oft vor dem endgültigen Abfall wieder etwas anzusteigen. Abb. 2 ist die Webekurve eines Lippenbärweibchens des Basler Zoologischen Gartens. Kurvengipfel entstehen hier sowohl im Zusammenhang mit der Kotabgabe als mit dem Ausspritzen des Käfigs [1]. Während des Ausspritzens zeigte der Bär alle Anzeichen von Angst und Unlust. Daraufhin

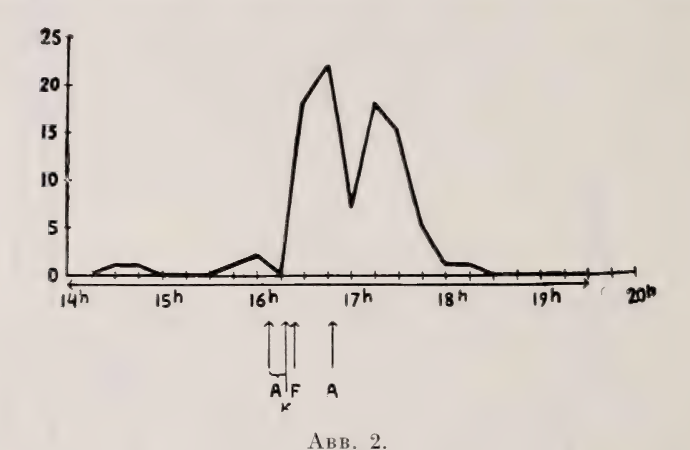


Abb. 2.

Graphische Darstellung des Webens (wie in Abb. 1) bei einem Lippenbären des Zoologischen Gartens Basel (23. April 1938). Der grösste Anstieg der Kurve, d. i. die höchste Zahl der Einzelausschläge pro Viertelstunde, folgt hier dem Ausspritzen des Käfigs mit der Schlauchspritze (A). Das Koten (K) nach dem ersten Ausspritzen bringt neben dem gesteigerten Weben die Erregung des Bären zum Ausdruck. Die Fütterung (F) spielt hier in bezug auf das Weben keine Rolle.

begann jeweils ein heftiges und oft über eine Stunde dauerndes Weben. Die blosse zeitliche Koordination mit den genannten Vorgängen ist freilich noch kein strenger Beweis, dass diese wirklich die Bewegungen auslösen. Beim Lippenbärweibchen konnte jedoch dieser Beweis erbracht werden durch Verlegen des Ausspritzens auf frühere und spätere Stunden. Tatsächlich folgte in der Mehrzahl der Fälle der Kurvengipfel diesen Verschiebungen (Abb. 3 und 4).

[1] Die Fütterung spielte bei diesem oft appetitlosen Tier keine grosse Rolle.

Damit ist die Auslöserfunktion von affektbegleiteten Aussenreizen bewiesen. Dies ist deshalb wichtig, weil verschiedene Autoren, wie DEXLER (1908), SCHMID (1930) und GILLESPIE (1934) glaubten, das Zustandekommen von Bewegungsstereotypien durch blosse Bewegungslust oder durch einen aus dem Spieltrieb hervorgehenden Überschuss an Energie erklären zu können. Vielfach verhalten sich aber die stereotypierenden Tiere ausserhalb der mit Stereotypien ausgefüllten Zeit nicht dauernd still. So rannte z. B. der erwähnte

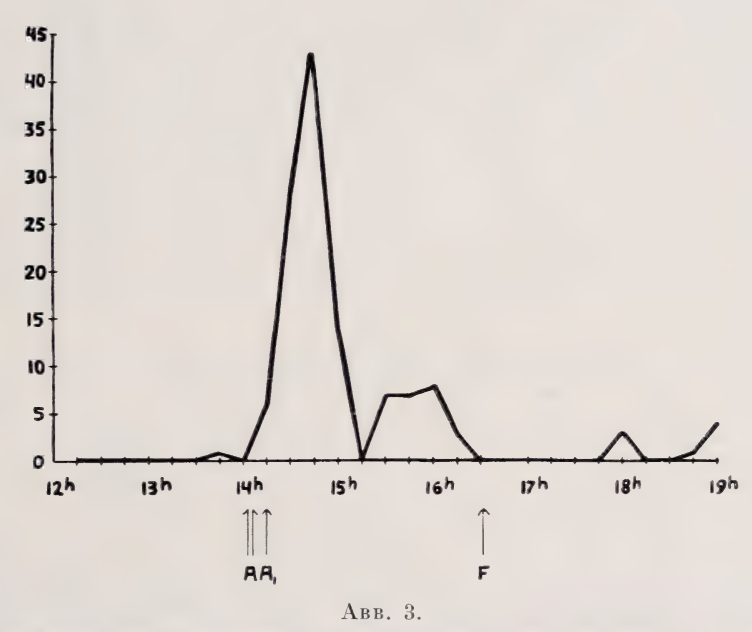


ABB. 3.

Webe-Kurve des Lippenbären am 22. April 1938 (12—19 Uhr). Der Käfig wird rund zwei Stunden früher als gewöhnlich ausgespritzt (A). (A_1 = Ausspritzen des Nachbarkäfigs.) Die Kurve steigt entsprechend früher (nach 14 Uhr statt nach 16 Uhr) auf ihr Maximum nach HOLZAPFEL 1939*a*).

Lippenbär oft wild in dem ziemlich grossen Käfig umher, spielte lebhaft mit seinem Käfiggenossen und kletterte am Gitter hinauf. Allen diesen Bewegungen war die Unregelmässigkeit, die Formlosigkeit gemeinsam. Die rhythmische Bewegungsweise kann deshalb nicht als blosser Ausdruck von Energieüberschuss gedeutet werden, und das Umschlagen von der formlosen in die stereotype Bewegung bedarf einer anderen Erklärung.

3. Die Affektstauung.

Wir müssen nun eine neue Frage stellen: Warum lösen denn nicht alle Affekte bei den dazu disponierten Tieren stereotype Bewegungen aus ? Auch das freudige Umherspringen, Spielen und dergl. sind Ausdruck von Affekten. Warum werden diese durch regellose Bewegungen geäussert ? Wie muss die Affekt-

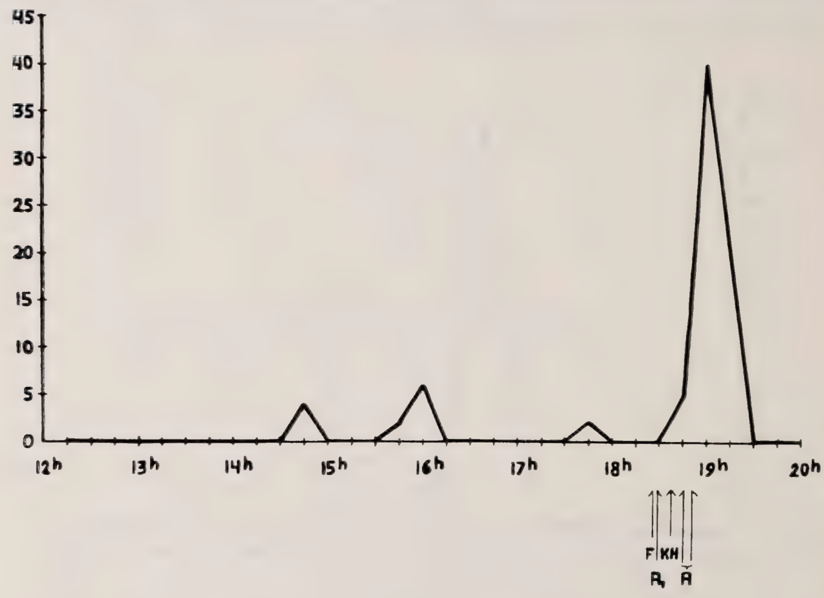


Abb. 4.

Webe-Kurve des Lippenbären am 12. April 1938 (12—20 Uhr). Der Käfig wird rund 2½ Stunden später als gewöhnlich ausgespritzt. Die Kurve steigt entsprechend später (gegen 19 Uhr statt nach 16 Uhr) auf ihr Maximum. Koten und Harnen (K H) zeigen wieder die Aufregung nach dem ersten Ausspritzen des Nachbarkäfigs (A_1) an.

situation beschaffen sein, damit sich stereotype Bewegungen einstellen ?

Vor der Beantwortung dieser Frage muss folgendes festgehalten werden: Ein Affekt ist immer auf irgendein Objekt oder eine Situation gerichtet, wobei diese anziehen oder abstossen können. Die Affektentladung besteht für gewöhnlich in einer übersteigerten Motorik, die auf die affektauslösende Situation bezogen ist.

Wenn der erwähnte Lippenbär mit seinem Käfiggenossen spielt, oder wenn er in ein beliebteres Käfigabteil gelassen wird, so ist

das Objekt seines Affektes, die angestrebte Situation, gegenwärtig. Anders steht es, wenn der Käfig ausgespritzt wird. Man sieht, dass der Bär um jeden Preis aus der entstandenen Affektsituation wegzukommen sucht. Er wird aber durch die Käfigwände und das Gitter daran gehindert. Der Affekt wird gestaut. Daraufhin setzt die Bewegungsstereotypie ein.

Bei einer sehr grossen Zahl von Bewegungsstereotypien, die ich vor allem an Pferden, Dickhäutern, Bären, Caniden, Feliden und, mehr nebenbei, an einigen Vögeln untersucht habe, zeigte es sich fast durchwegs, dass sie sich immer dann einstellten, wenn sich das affektive Streben des Tieres auf eine Situation richtete, an deren Erreichung es behindert war. Die verschiedenen Formen der affektreichen Bewegungsstereotypien müssen als Ausdruck des Fortstrebens zu einer lustvollen Situation hin oder aus einer unlustbringenden Situation weg gedeutet werden. Im folgenden sollen kurz anhand von Beispielen die drei Haupttypen von Stereotypie-auslösenden Situationen besprochen werden.

a) *Affektlagen des Zustrebens.*

Die häufigste Affektlage, in der ein Tier eine lustvolle Situation ausserhalb des Käfigs anstrebt, betrifft die Fütterung. Wer in einem Zoologischen Garten Bewegungsstereotypien beobachten will, bekommt sie um die Fütterungszeit am leichtesten zu sehen. Der Nilpferdbulle des Zoologischen Gartens Vincennes (Paris) geht im Aussengehege vor der Fütterung wiederholt vor den Eingang zum Innenkäfig, der durch eine Barriere abgesperrt ist, und webt, d. h. pendelt mit dem Kopf unter leichtem Treten an Ort vor dieser Türe hin und her. Das gleiche Verhalten stellte ich bei mehreren anderen Nilpferden und einem Indischen Nashorn fest. Im genannten Zoo konzentrierten sich die sieben Eisbären, die sich tagsüber in der grossen Freianlage verstreut aufhielten, gegen Abend vor den Eingangstürchen zu den Innenkäfigen, wo sie das Futter erhielten. Fünf der sieben Tiere gingen jeweils in stereotyper Weise einige Schritte auf ein Türchen zu und, mit dem Kopf pendelnd, wieder rückwärts.

Gestaute soziale Strebungen können ebenfalls zu Bewegungsstereotypien führen. Ein Indischer Nashornbulle des

Zoos Whipsnade bei London, dem ein sehr grosses Freigehege zur Verfügung stand, stellte sich zuweilen vor eine geschlossene Türe des Stalles, die sich neben der offenen Türe seines eigenen Innenkäfigs befand. Hier webte er jeweils eine Zeitlang. Dieses Verhalten schien mir nur durch die Annahme erklärlich, dass sich ein zweites Nashorn hinter der geschlossenen Türe befinden müsse. Eine nachträgliche Anfrage ergab, dass die betreffende Stallhälfte tatsächlich ein Nashornweibchen beherbergte.

b) *Affektlagen des Wegstrebens.*

In diesen Affektsituationen sucht ein Tier aus einer unlustbetonten Lage wegzukommen. Ansätze zu Bewegungsstereotypien auf dieser Grundlage finden wir sehr häufig bei frisch gefangenen und bei nicht eingewöhnten Tieren, deren Käfig kleiner ist als die Fluchtdistanz. Die Fluchtdistanz ist nach Hediger (1934 *a*, S. 26-27) diejenige Entfernung des Menschen vom Tier, bei deren Überschreitung das Tier die Flucht ergreift. Wird die Fluchtdistanz bei Unterbringung eines Tieres in einem Käfig nicht berücksichtigt, so kommt es beim Hinzutreten eines Menschen zu einem Hin- und Herlaufen an der vom Beobachter entferntesten Wand. Ich konnte diese Reaktion auf gestaute Fluchttendenz sowohl bei Säugetieren, z. B. bei Füchsen (1938, S. 50) als auch bei Vögeln, z. B. bei einem Fischreiher beobachten. Ich habe diese Reaktion Flucht an Ort genannt (*l. c.*, S. 50).

Ein ähnliches, aber oft noch ausgeprägteres stereotypes Hin- und Herlaufen an einem Gitter, einer Wand oder dem Rand eines Bassins beruht zuweilen auf dem Wegstreben von Käfiggenossen. Man kann dies bei Tieren beobachten, die in der sozialen Rangordnung am tiefsten stehen und von den sozial höherstehenden oft verfolgt oder verletzt werden. Ein helles Exemplar der amerikanischen Schwarzbären im Basler Zoologischen Garten läuft fast immer nur auf einer kurzen Strecke längs des Bassinrandes hin und her, die von den anderen ihn oft angreifenden Bären relativ weniger begangen wird. Dass es sich um ein affektives Verhalten handelt, kommt durch das wiederholte, laute Aufeinanderklappen der Zähne zum Ausdruck, das bei vielen Bären ein Aufregungszeichen darstellt.

Die auf Wegstreben beruhenden Stereotypien können unter Umständen ein wichtiger Hinweis auf unbiologische Haltung

eines Tieres sein. Man kann z. B. bei Fasanen in Zoologischen Gärten häufig eine Bewegungsstereotypie beobachten, die in lange dauerndem Hin- und Herlaufen an einem Gitter oder einer Käfigwand besteht. Zuweilen wird dabei der Hals emporgestreckt. Ein solcher stereotypierender Fasan befand sich auch im Tierpark Dählhölzli in Bern. Ich vermutete, dass der Vogel aufbaumen wollte, wie er dies unter natürlichen Verhältnissen häufig tut, besonders auf der Flucht. Im Käfig bestand hierzu aber keine Möglichkeit. Es wurde dann eine Sitzstange in einiger Höhe an der Wand angebracht. Tatsächlich setzte sich der Fasan hinauf, und die Stereotypie hörte auf.

Auch in Fällen, wo die Käfiggrösse der Aktivität aus innerer Notwendigkeit nicht angepasst ist, muss es zu einem affektiven Wegstreben aus dem beengenden Raum kommen. Darauf ist wahrscheinlich die besondere Häufigkeit von Bewegungsstereotypien in engen Menageriekäfigen zurückzuführen.

c) *Kombinierte Affektlagen des Zu- und Wegstrebens: Ambitendenz.*

Hediger hat am Beispiel eines Eisbären gezeigt, dass Bewegungsstereotypien auf Ambitendenz[1] beruhen können, d. h. auf dem gleichzeitigen Wirken entgegengesetzter Strebungen (1934, S. 354). Etwas Ähnliches beobachtete ich bei einem Eisbären im Jardin d'Acclimatation in Paris, der vor dem Abspringen ins Wasser eine Zeitlang 10 Schritte vorwärts zum Bassinrand und 8—12 Schritte webend rückwärts ging. Der Wunsch, ins Wasser zu springen und zugleich das „Doch-lieber-draussen-bleiben", also das, was in jeder zögernden Haltung zum Ausdruck kommt, dürfte hier der Stereotypie zugrunde liegen. Das Hindernis, das die Affektstauung bewirkt, ist hier ein inneres, eine Hemmung.

Bei einem Schakal des Amsterdamer Zoologischen Gartens, der beim Herankommen von Publikum einen stereotypen Kreisgang ausführte, konnte festgestellt werden, dass die Kreisbahn auf dem Gegeneinanderwirken von Fluchttendenz und Neugier beruhte (Holzapfel 1938, S. 57 f.).

Ambitendenz gewissermassen in Miniaturausgabe kann man schon bei den einfachsten, scheinbar affektlosen Bewegungsstereotypien

[1] Der Begriff "Ambitendenz" stammt von Bleuler (1930, S. 286).

beobachten. Bären, die auf einer bestimmten Strecke spazierengehen, wenden meist nicht an einer beliebigen Stelle, sondern fast immer vor einer kleinen Unebenheit des Bodens oder einer Stufe. Solche Unebenheiten scheinen für das Tier ein fast unüberwindliches Hindernis darzustellen, das nur selten überschritten wird [1]. Trotzdem besteht offenbar ein gewisses Bestreben, in der einmal eingeschlagenen Richtung weiterzugehen; es kommt darin zum Ausdruck, dass die Tiere vor dem Wenden immer noch einen Schritt ins Leere machen. Gegeneinanderwirken von Wollen und Nicht-Wollen zeigen sich hier im Kleinen.

Stuporartige Zustände, wie sie schon öfters bei Säugetieren beobachtet worden sind, lassen sich mit Wahrscheinlichkeit als Ambitendenzen mit extremer innerer Hemmung deuten. Bei manchen frisch eingefangenen Wildtieren z. B., deren Hauptimpuls die Flucht ist, für die aber die ganze Umgebung offenbar „Mensch-Feind-Charakter" annimmt, ist auch ein stereotypes Hin- und Herlaufen infolge des „Wegwollen-und-nicht-könnens" unterbunden: das Tier wird zur Regungslosigkeit gezwungen.

4. Das „Einfrieren" von Bewegungsstereotypien.

Wir haben gesehen, dass eine grosse Zahl von Bewegungsstereotypien durch die Affektstauung infolge eines äusseren oder inneren Hindernisses zustandekommen. Es gibt nun extreme Fälle von fast pausenlos den ganzen Tag über ausgeführten Bewegungsstereotypien, die sich weder einem Affekt noch einem Hindernis zuordnen lassen. Ich habe solche Fälle hauptsächlich bei verschiedenen Bärenarten vorgefunden. Hier nur ein besonders auffallendes Beispiel: Im Zoo Whipsnade bei London befand sich in einer riesigen, umgitterten Freianlage ein Eisbärenpaar. Das Männchen stand nun mit unerheblichen Pausen den ganzen Tag vor einer Stelle am Gitter und webte, mit dem Kopf pendelnd und takttretend hin und her. Wohl kam es bei der Fütterung sofort heran, holte die zugeworfenen Fische, badete auch gelegentlich im Wasserbecken. Aber sofort nachher kehrte es wieder an seinen Webeplatz zurück und begann von neuem seine Bewegungen. Die Stereotypie

---

[1] Es ist von Interesse, dass auch Katatoniker u. U. vor Stufen Halt machen, als stünden sie vor einem grossen Hindernis (mündliche Mitteilung von Herrn Dr. med. Bleuler, Friedmatt, Basel).

konnte zeitlich weder mit der Fütterung noch mit der Kotabgabe oder irgendeiner anderen affektiven Erregung in Beziehung gebracht werden.

Dieser Eisbär stammte von der Firma HAGENBECK und sehr wahrscheinlich aus dem Zirkusdienst, also aus einem kleinen Käfig. In allen Fällen, wo ich in grossen Freianlagen, sei es bei Bären oder Elefanten, extreme Bewegungsstereotypien vorfand, stellte es sich heraus, dass es sich bei den betreffenden Tieren um ehemalige Menagerietiere handelte oder um Tiere, die in einem engen Innenkäfig oder angekettet die Nacht verbringen. Ich glaube sagen zu dürfen, dass extrem ausgebildete, in grossen Gehegen vorkommende Bewegungsstereotypien da, wo sie nicht direkt organisch bedingt sind, in der Regel ein zuverlässiger *Fingerzeig für frühere Haltung* an der Kette oder in zu engen Käfigen sind.

Der Ausdruck einer wiederholt eingetretenen Affektstauung kann demnach infolge der ausserordentlich starken Tendenz zur Gewohnheitsbildung schliesslich so fest eingefahren werden, um einen psychiatrischen Ausdruck zu gebrauchen, so einfrieren, dass sich die Stereotypie auch bei Wegfall der Ausgangssituation über Jahre hinaus erhält. Das starre Festhalten an der gewohnten Handlung zeigt sich in solchen Fällen auch darin, dass solche stereotypierende Tiere in den grossen Gehegen oft auch wieder vor dem Gitter, dem früheren Hindernis, ihre Bewegungen ausführen. Sie suchen also geradezu die ursprünglich unangenehme Situation wieder auf!

Ähnliche Fälle des Einfrierens, des Erstarrens primär durch Erregungszustände ausgelöster Handlungen sind auch in der Psychiatrie von Katatonikern bekannt.

Zum Schlusse können wir — als Fazit der Untersuchungen — feststellen, dass sehr viele Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Tieren als Ausdruck affektiver Strebungen das Verständnis derselben wesentlich fördern können. Aus vielen dieser scheinbar sinnlosen Bewegungen können wichtige biologische und psychische Bedürfnisse des Tieres abgelesen werden. Die Bewegungsstereotypien sind deshalb nicht bloss von theoretischem Interesse, sondern sie sollten auch in der praktischen Tierhaltung mehr als bisher Beachtung finden.

ZITIERTE LITERATUR

1930. Bleuler, E. *Lehrbuch der Psychiatrie.* 5. Aufl. J. Springer, Berlin.

1933. Buytendijk, F. J. J. *Wesen und Sinn des Spiels.* K. Wolff, Berlin.

1908. Dexler, H. *Die Hauptsymptome der psychotischen Erkrankungen der Tiere.* Prager med. Wschr., Bd. 33.

1933. Ditmars, R. L. *The Reptile Book.* Doubleday, Doran & Co., New York.

1934. Gillespie, T. H. *Is it cruel ? A study of the condition of captive and performing animals.* Jenkins, London.

1934. Hediger, H. *Über Bewegungs-Stereotypien bei gehaltenen Tieren.* Rev. suisse Zool., vol. 41, p. 349-356.

1934*a*. —— *Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren.* Biol. Zbl., Bd. 54, p. 21-40.

1938. —— *Wildtiere in Gefangenschaft.* Ciba-Zeitschrift, Nr. 54, 5. Jg., p. 1849-1884.

1938. Holzapfel, M. *Über Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern. I. Mitteilung: Bewegungsstereotypien bei Caniden und Hyaena. II. Mitteilung: Das "Weben" der Pferde.* Z. f. Tierpsychol., Bd. 2, p. 46-72.

1939. —— *Idem. III. Mitteilung: Analyse der Bewegungsstereotypie eines Gürteltieres (Dasypus villosus* Desm.). Der Zool. Garten (N. F.), Bd. 10, p. 184-193.

1939*a*. —— *Idem. IV. Mitteilung: Analyse des „Webens" bei zwei Lippenbären.* Z. f. Tierpsychol., Bd. 3, p. 151-160.

1928. Jarmer, K. *Das Seelenleben der Fische.* Oldenbourg, München-Berlin.

1930. Schmid, B. *Aus der Welt des Tieres.* Salle, Berlin.

1920. Szymanski, J. S. *Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen.* Z. f. allgem. Physiol., Bd. 18, p. 105-162.

1934. Uexküll, J. v. und G. Kriszat. *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen.* Verständl. Wissenschaft, Bd. 21, J. Springer, Berlin.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 46)

Juin 1939

Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

18. und 19. März 1939

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. Ed. Handschin

Samstag, den 18. März 1939.

GESCHÄFTLICHE SITZUNG.

Beginn 17 Uhr 15. Anwesend 26 Mitglieder und ein Gast.

Nach der Begrüssung der Anwesenden erstattet der Präsident Bericht über die Tätigkeit des Vereins und der Kommission im verflossenen Berichtsjahre.

Beim Amtsantritt vor einem Jahre wurde uns eine Anregung unterbreitet, welche darauf hinstrebte, eine Belebung der wissenschaftlichen Sitzungen, die im Rahmen der Jahresversammlung der S.N.G. abgehalten werden, zu erzielen, und die auch im Interesse der Verhandlungen unserer Muttergesellschaft besser besucht werden sollten. Durch Aussprachen allgemeiner Natur über zentrale Probleme sollten mehr Leute zu den Sitzungen geführt werden. Wir haben diese Anregung geprüft und an den Zentralvorstand weitergeleitet. Dieser hat nun beschlossen, schon an der nächsten Versammlung in Locarno durch Abhalten von solchen Aussprachen der Anregung Folge zu geben. Eine Zusammenstellung über die

Frequenz unserer Sitzungen seit 1920 zeigt uns eine Sitzungsfrequenz von durchschnittlich 28 Teilnehmern (minimum 15, maximum 50). Demgegenüber sind die Jahressitzungen der Fachgesellschaften, wie die unsrige, immer besser besucht, einmal weil sie in den Universitätsinstituten abgehalten werden und zum vorneherein die lokale Schülerzahl in globo vereinigen. Dann aber sind sie im Zeitpunkte anpassungsfähiger als die Sitzungen der S.N.G., deren grosser Gesamtapparat eben nicht nur auf die Universitätsorte angewiesen ist, sondern auch ganz periphere Orte zu seinen Tagungen aussuchen muss, entsprechend dem Sitz der kantonalen gastgebenden Gesellschaften. Zeitliche und materielle Gründe werden diese Sitzungen immer als numerisch schlechter besucht ausweisen. Hoffen wir nun, dass mit der Einführung der allgemeinen Diskussionsreferate der gewünschte Erfolg sich einstellen werde.

Am 28. August fand in Chur anlässlich der Jahresversammlung der S.N.G. unter dem Vorsitze von Prof. E. Handschin eine wissenschaftliche Sitzung statt. Dieselbe wurde von etwa 30 Mitgliedern besucht und dabei wurden 5 Referate entgegengenommen. Eine Sitzung wurde gemeinsam mit der Gesellschaft für Geschichte der Biologie abgehalten. Referate und Angaben über die Tagung finden sich in den Verhandlungen der S.N.G., 119. Versammlung, Chur 1938, niedergelegt.

Den h. Bundesbehörden verdanken wir in diesem Jahre wiederum eine Subvention von Fr. 1500.—, welche in ihrem vollen Umfange der *Revue Suisse de Zoologie* zukommt. Leider, macht sich die starke Reduktion der Subvention (von Fr. 2500.— auf Fr. 1500.—) im Betriebe der Revue sehr fühlbar und bedingt ein starkes Verzögern der Druckarbeiten. Wenn uns auch vielfach ausländische Zeitschriften für unsere Arbeiten noch offen stehen, so dürfte es doch eine der vornehmsten Pflichten sein, unsere einzige zoologische Fachzeitschrift so zu heben und zu stützen, dass sie in vollem Umfange unsern Bedürfnissen entspricht und Genüge leisten kann. Wenn immer von geistiger Landesverteidigung gesprochen wird, so ist es hier am Platze zu helfen und zu wirken. Die uns gewährte Unterstützung kommt eben nicht bloss einer Zeitschrift oder einem einzelnen publizierenden Wissenschaftler zugute, sie dient der Zoologie als Wissenschaft in der Schweiz und damit dem wissenschaftlichen Ansehen der Schweiz im Auslande überhaupt.

Unter der umsichtigen Leitung von Dr. Revilliod ist im verflossenen Jahre der 45. Band der Revue erschienen, der sich würdig den bisher erschienenen Bänden anreihen darf. Er enthält 23 Arbeiten und umfasst 806 Seiten mit 6 Tafeln und 367 Figuren. Es erübrigt sich, hier im Detail auf die einzelnen Arbeiten einzugehen.

Wie in frühern Jahren wurde aus den verfügbaren Barmitteln der Vogelwarte Sempach ein Betrag von Fr. 150.— ausgerichtet. Sie berichtet uns aus ihrer Tätigkeit, dass wiederum etwa 19,000 Vögel in 120 Arten beringt worden sind, ein Werk, das sich in der regen Tätigkeit mit den Stationen der grossen Nachbarstaaten vergleichen darf.

Die Arbeitsplätze an den maritimen Stationen Neapel und Roscoff sind im verflossenen Jahre von den Herren cand. phil. Werner Strauss, Zürich, Dr. Zeller, Zürich, und Dr. Diethelm, Seminar Rickenbach, Schwyz, besetzt worden. Wir danken auch hier den h. Behörden, dass Sie es uns ermöglichen, durch Miete von Arbeitsplätzen an diesen Stationen zu arbeiten, und dass sie uns so Gelegenheit geben, mit Problemen persönlich in Kontakt kommen zu können, von denen wir sonst als Binnenländer völlig abgeschlossen wären.

An der zoologischen Erforschung des Nationalparkes beteiligten sich im Berichtsjahre die Herren Baer, Duerst, Handschin, Hofmänner, Nadig, Pictet, Thomann und Werder. Ein Teil der Arbeiten stehen vor dem Abschlusse und die W.N.P.K. hofft, Ihnen in absehbarer Zeit die entsprechenden Publikationen vorlegen zu können.

Es war uns eine besondere Freude, Herrn Prof. Hescheler im verflossenen Jahre zu seinem 70. Geburtstage gratulieren zu können. Ich wiederhole hier unsere Wünsche, und wir alle hoffen, dass er uns noch recht lange erhalten bleibe.

Leider hat der Tod auch recht fühlbare Lücken in unsere Reihen gerissen. Dr. Walter Bigler ist seiner grossen Leidenschaft, den Bergen, in tragischer Weise zum Opfer gefallen, und Dr. Hermann Helbing starb nach kurzem Krankenlager. Während Dr. Bigler, dem wir grundlegende Arbeiten über unsere Diplopoden verdanken, in letzter Zeit durch starke berufliche Inanspruchnahme von der wissenschaftlichen Arbeit abgezogen worden ist, hat Dr. Helbing bis ganz kurz vor seinem Tode seine Arbeiten über Osteologie und

Paläontologie fortgesetzt. Wir werden den beiden Kollegen ein gutes Andenken bewahren.

Im ganzen zählte die Gesellschaft bei Antritt des Geschäftsjahres 149 Mitglieder. Durch Todesfall oder Austritte reduziert sich die Zahl heute auf 144. Ich möchte auch hier die Herren Kollegen bitten, durch intensive Werbung uns neue, junge Kräfte zuzuführen; denn wir sind darauf angewiesen, die entstandenen Lücken wieder auszufüllen.

Gestatten Sie mir zum Schlusse noch eine kleine Bemerkung zu unserm Programm. Es wurde einleitend darauf hingewiesen, dass man versuchen sollte, die Sitzungen zu beleben, spez. durch allgemeine Aussprachen genereller Natur. Wir müssen dies aber nicht bloss im Rahmen der Sitzungen der S.N.G., sondern allgemein tun. Wir sind Zoologen und wollen es sein, welche Teilgebiete wir auch bearbeiten. Es kommt hier nicht darauf an, was wir bearbeiten, sondern wie wir arbeiten, ganz gleich, welcher Art die Probleme sind, welche den Vorwurf für unsere Studien bilden. Unsere Gesellschaft setzt sich nun aus Mitgliedern aller Schulen und Richtungen zusammen. Trachten wir darnach, an unsern Tagungen die Programme so allgemein wie möglich zu halten, wenn möglich die verschiedenen Disziplinen herbeizuziehen und namentlich, sie alle als vollwertig anzuerkennen. Dann sind wir imstande, die Zoologen allgemein zu sammeln und allen etwas zu bieten. Anschauungen und Arbeitsrichtungen ändern sich im Laufe der Zeit. Hüten wir uns davor, Moderichtung zu werden und alles andere als alt oder veraltet anzusehen. Lassen wir uns auch davor nicht abschrecken, einmal eventuell zu einer „veralteten“ Schule gerechnet zu werden. Alle Arbeitsrichtungen gehören insgesamt ein und demselben Wissensziele an und machen Wandlungen durch, die sie je nach der Persönlichkeit, welche sie vertritt, auf dem sich immerdrehenden Rade der Zeit wieder nach oben kommen lassen können. Helfen Sie in diesem Sinne alle mit zur Lebendig-Gestaltung der Zoologie und der Zoologischen Gesellschaft in der Schweiz.

Bericht des Quästors.

Nach diesem kurzen Jahresbericht verliest der Präsident den Bericht des Quästors, Herrn Dr. R. de Lessert, der hier folgt:

Einnahmen:

Saldo von 1937	Fr.	1 282.61
Mitgliederbeiträge	,,	840.65
Zinsen	,,	201.—
Bundessubvention an *Revue Suisse de Zoologie* . .	,,	1 500.—
Total der Einnahmen	Fr.	3 824.26

Ausgaben:

Allgemeine Unkosten	Fr.	215.28
Subvention der *Revue Suisse de Zool.* und Vogelwarte Sempach	,,	950.—
Separata der *Revue*	,,	128.10
Bundessubvention an *Revue Suisse de Zoologie* . .	,,	1 500.—
Saldo auf neue Rechnung	,,	1 030.88
Total der Ausgaben	Fr.	3 824.26

Kapital:

Depositenbüchlein S.B.S.	Fr.	1 242.85
Fr. 4 000 Obligationen 3½% Ville de Genève . . .	,,	4 052.—
3 feuilles coupons Obl. 3% Chemins de Fer Lombards	,,	7.—
10 Obligationen Chemin de Fer Danube–Save–Adriatique	,,	175.—
Fr. 2 019.15 Bon Dépôt Banque escompte suisse . .	,,	201.—
Total	Fr.	5 677.85

Die Rechnungsrevisoren Dr. J. de Beaumont und Dr. P. Bovey haben die Rechnungen geprüft und richtig befunden und beantragen dem Kassier für seine Mühewaltung Decharge zu erteilen, was auf Vorschlag durch Akklamation geschieht.

Im Anschluss an die Abnahme der Rechnung beschliesst die Versammlung, dass vom Saldo von Fr. 1 030.88 folgende Subventionen auszurichten sind:

Fr. 550.— sollen der *Revue Suisse de Zool.* zugute kommen.
Fr. 150.— als Subvention der Vogelwarte Sempach.
Fr. 150.— als Beitrag für die Separata der *Revue Suisse.*
Fr. 180.88 für allgemeine Unkosten.

Die Verteilung der Summe im angegebenen Sinne wird gutgeheissen.

Zur Aufnahme in die Gesellschaft haben sich folgende Herren angemeldet:

Herr Maurice Blanc, lic. sc., Zoologisches Institut. Neuenburg, Dr. Robert Zinkernagel, Sieglinweg 12, Riehen. Dr. Paul Gasche, Zoologisches Institut, Basel. Dr. Joh. Hürzeler, Naturhist., Museum, Basel. Heinrich Reinhardt, Oeristeig 1, Zürich. Dr. Hans Noll, Paradieshofstrasse 103, Basel.

Die Vorgeschlagenen werden einstimmig in die Gesellschaft aufgenommen.

Im üblichen Turnus wird Neuenburg im neuen Geschäftsjahre den Vorsitz unserer Gesellschaft führen. Nach Fühlungnahme mit den Neuenburger Zoologen wird als neuer Jahresvorstand vorgeschlagen:

Herr Dr. J. G. Baer, Präsident,
Dr. G. Dubois, Vice-Präsident,
Maurice Blanc, lic. sc., Sekretär.

Der neue Vorstand wird von den Anwesenden einstimmig gewählt. Ebenso werden die Rechnungsrevisoren und der Kassier in ihrem Amte bestätigt.

Zum Schlusse der Sitzung orientiert Dr. Steiner über die Arbeiten der Landesausstellung und Prof. R. Geigy orientiert über die Arbeiten der Vogelwarte-Kommission und die an der Vogelwarte geleistete Arbeit.

Um 18 Uhr: 1. Wissenschaftliche Sitzung.

Herr Dr. W. Schmassmann, Liestal: *Neuere Ergebnisse der Erforschung der Wechselbeziehungen zwischen limnischen Organismen und ihrem Lebensraum und die heutige Problemstellung in der Limnologie.*

Um 20 Uhr fanden sich etwa 30 Mitglieder und Gäste der Gesellschaft zu einem vom Jahreskomitee offerierten Nachtessen im Restaurant zum Schützenhaus zusammen.

Sonntag, den 19. März 1939

8 Uhr 15—13 Uhr 15.

2. Wissenschaftliche Sitzung.

Anwesend 50 Personen.

Zunächst ergreift Herr Dr. Schmassmann kurz das Wort, um auf seine Demonstrationen im Zusammenhang mit seinem gestrigen Vortrag hinzuweisen. Dann folgen die nachgenannten Mitteilungen, in die von 10 Uhr 25 bis 11 Uhr 00 eine Erfrischungspause eingeschaltet wird, in der auch das Demonstrationsmaterial der Herren Schmassmann, Lauterborn, Wolff und Fuhrmann besichtigt werden kann.

1. H. Mislin (Basel): *Die Veränderung der Gallenblase im Phasenwechsel des Rheinlachses.*
2. R. Lauterborn (Freiburg i. Br.): *Demonstrationen zur akrodendrischen Fauna unsrer Waldbäume.*
3. R. Lauterborn (Freiburg i. Br.): *Über die Verbreitung der Blepharoceriden-Larven im Bereich des Alpenrheins.*
4. E. Wolff (Strassburg): *L'intersexualité hormonale chez l'embryon du poulet.*
5. H. Steiner (Zürich): *Die Lokomotion durch Flimmerbewegung bei den Amphibienlarven* (Filmdemonstration).
6. F. E. Lehmann und W. Lotmar (Bern): *Über ein Verfahren zur Bestimmung des Volumens und seiner Veränderung bei Tubifex-Eiern.*
7. O. Fuhrmann (Neuenburg): *Sur un nouveau genre de Cœlentéré d'eau douce et Craspedacusta marginata.*
8. M. Holzapfel (Bern): *Die Entstehung einiger Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern und Vögeln.*
9. A. Portmann (Basel): *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern.*

Anschliessend fand ein gemeinsames Mittagessen im Restaurant des Zoologischen Gartens statt, der ebenso wie das Naturhistorische Museum nachher noch von einigen Teilnehmern besichtigt wurde.

Der Jahresvorstand:

Ed. HANDSCHIN,
Präsident.

R. GEIGY,
Vice-Präsident.

H. HEDIGER,
Sekretär.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

18 mars 1939

Président d'honneur :

*PENARD, Eugène, D^r ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie :

*NAEF, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

*ALTHERR, E., D^r, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
ANDRÉ, E., Prof. D^r, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
*BADER, C., cand. phil., Käferholzstrasse 78, Basel.
BAER, J.-G., D^r, Labor. de Zoologie, Université, Neuchâtel.
BALTZER, F., Prof. D^r, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
BARBEY, Aug., D^r, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe (Vaud).
BÄSCHLIN, C., D^r, Seminarlehrer, Aarau.
*BAUDIN, L., D^r, chemin de la Rosière, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof. D^r, Naturhist. Museum, Bern.
BAUMEISTER, L., D^r, St. Gallerring 87, Basel.
BEAUMONT (de), J., D^r, Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
*BEYER, R., Frl. D^r, Landwirtsch. anatom.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.
*BISCHLER, V., Mlle, D^r, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
*BLANC, M., lic. sc., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
BLOCH, J., Prof. D^r, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
BLOCH-WEIL, S., Frau D^r, Steinenring 19, Basel.
BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BLUNTSCHLI, H., Prof., Universität, Bern.
*BOVET, D., Institut Pasteur, Paris.
*BOVEY, P., D^r, Entomologiste stat. féd. essais vit., Lausanne.
*BROCHER, J.-E.-W., D^r, place Claparède 5, Genève.
BÜCHI, Otmar, D^r, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 52, Fribourg.
*BUGNION, Ed., Prof. D^r, villa La Luciole, Aix-en-Provence (France).
BURCKHARDT, Gottl., D^r, Hirzbodenweg 98, Basel.
CARL, J., D^r, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
CHAPPUIS, P.-A., D^r phil., Université, Cluj (Roumanie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).

*Coninx-Girardet, B., Frau Dr, Heuelstrasse 32, Zürich.
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St-Nicolas 6, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
*Dottrens, E., lic. sc., quai Ecole de Médecine, 6, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Dubois, G., Dr, Recrettes 6, La Chaux-de-Fonds.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, avenue de Cour, Lausanne.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Imp. Institut of Entomol., British Museum, Cromwell Road, London S.W.7.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Im Sesselacker 69, Basel.
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
*Gasche, P., Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
*Gerber, A., cand. phil., Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Holbeinstr. 54, Basel.
*Gisin, H., cand. phil., Zool. Institut, Universität, Basel.
Guyénot, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Haberbosch, P., Dr, Bezirkslehrer, Gstühl 9, Baden.
Hadorn, E., Dr phil., Pavillonweg 16, Biel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Dr phil., Tierpark Dählhölzli, Bern.
Hescheler, K., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
*Hoffmann, K., Dr med., Albananlage 27, Basel.
*Hofmann, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
Holzapfel, M. Frl. Dr, Muri, Bern.
*Huber, O., Dr, Hoheletten 20, Basel.
*Hübscher, H., Neuhausen (Schaffhausen).
Hürzeler, J., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
*Jaquerod-Rivier, O., Mme, Saint-Blaise (Neuchâtel).
Kaelin, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
*Kreis, A. H., Dr, Zool. Anstalt, Basel.

Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
Küpfer, Max, Prof. Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lagotala, H., Prof. Dr, rue de l'Ecole-de-Médecine, 16, Genève.
Lebedinsky, N. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga (Latvija).
Lehmann, F. E., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
Linder, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Mettetal, G., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Michel, F., Dr, Thun.
Mislin, H., Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Bern-Liebefeld.
Müller, R., Dr, Lehrer, Ensingerstrasse 40, Bern.
Murisier, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
Nadig, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., cand. phil., Splügenstrasse 10, Chur.
Naef, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
Neeracher, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.
*Noll, H., Dr, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
*Nowinski, W., Dr. phil., Institute of Biochemistry, University Cambridge (England).
*Nüesch, H., cand. rer. nat., Zool. Institut der landwirtsch. Abt. der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.
*Perret, E., Dr, Le Crêt-du-Locle, 35, La Chaux-de-Fonds.
*Perrot, J.-L., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Perrot, M., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*Plattner, W., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
*Ponse, Kitty, Mlle, Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
*Porte, O., Mlle, Institut de Zoologie, route de Malagnou, Genève, 154.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
*Reinhardt, H., cand. phil., Oeristeig 1, Zürich.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Robert, Henri, Dr, route du Signal, Lausanne (Vaud).

*Roche (de), V., cand. phil., Claraweg 6, Bern.
Roux, Jean, Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Sarasin, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
*Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
*Schmid, H., Dr. med., Münchenbuchsee, Bern.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H., Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
*Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Landwirtsch. anatom.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.
*Smith, J., Rev., Hechtliacker 14, Basel.
Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
Steiner, H., Dr, Priv.-Doc., Ankenweid 31, Leimbach/Zürich.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*Stoll, Eva, Frl., cand. phil., Gladbachstr. 99, Zürich 7.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
*Ulrich, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
Vallette, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
Vonwiller, P., Dr, route de Chêne, 45, Genève.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Wenkenhaldenweg 5, Riehen/Basel.
Weber, H., Dr, Signalstrasse 47, Rorschach.
Weber, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
*Wendnagel, A., Direktor des Zoolog. Gartens, Basel.
Werder, O., Dr, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
Wettstein, E., Prof. Dr, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*Weyrauch, W., Dr, Wilhelminstr. 49, Wiesbaden.
*Wiesmann, R., Dr, Versuchsanst. für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*Zinkernagel, R., Dr, Sieglinweg 12, Riehen (Basel).
*Zurbuchen, K., Frl., cand. phil., Falkenhöheweg 6, Bern.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr Roger de Lessert, Buchillon, Vaud.

Tome 46. Fascicule 1 (Nos 1 à 6) Janvier 1939.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1939

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 46. En cours de publication.

Pages

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 46. Fascicule 2 (Nos 7 à 8) Avril 1939.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1939

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 46. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 46. Fascicule 3 (Nos 9 à 15) Juin 1939.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1939

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 46. En cours de publication.

Pages

(Suite page 3 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 46. Fascicule 4 (Nos 16 à 18) Octobre 1939.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1939

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 46. En cours de publication.

(Suite page 3 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Pages

Fascicule 4. Octobre 1939.

PRINTED IN SWITZERLAND






AMNH LIBRARY
100163656